ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU

CONCOURS D'AGRÉGATION

du 1er mai 1889

(SECTION D'HISTOIRE NATURELLE ET DE PHARMACIE)

LA CHLOROPHYLLE ET SES FONCTIONS

PAR

Ernest-Ferdinand BELZUNG
PHARMACIEN DE 1re CLASSE,
AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ,
DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,
PROFESSEUR AU LYCÉE CHARLEMAGNE.

PARIS
LIBRAIRIE COTILLON
F. PICHON, SUCCESSEUR, IMPRIMEUR-ÉDITEUR,
282, rue Saint-Jacques, & 24, rue Soufflot.
1889

LA CHLOROPHYLLE ET SES FONCTIONS



Juges du Concours :

MM. PLANCHON, Président.
A. MILNE-EDWARDS.
BOURGOIN.
MARCHAND.
PRUNIER.
GUIGNARD.
BLEICHER.

Juges suppléants :

MM. BOUCHARDAT.
MOISSAN.
BEAUREGARD.
CHASTAING.

Secrétaire :

M. MADOULÉ.

Candidats :

MM. BELZUNG.
BOURQUELOT.
BOUVIER.
HÉRAIL.
DEVAUX.
BRUNOTTE.

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU

CONCOURS D'AGRÉGATION

du 1er mai 1889

(SECTION D'HISTOIRE NATURELLE ET DE PHARMACIE)

LA CHLOROPHYLLE ET SES FONCTIONS

PAR

Ernest-Ferdinand BELZUNG
PHARMACIEN DE 1re CLASSE,
AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ,
DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,
PROFESSEUR AU LYCÉE CHARLEMAGNE.

PARIS

LIBRAIRIE COTILLON

F. PICHON, SUCCESSEUR, IMPRIMEUR-ÉDITEUR,

282, rue Saint-Jacques, & 24, rue Soufflot.

1889

LA CHLOROPHYLLE

ET SES FONCTIONS



INTRODUCTION.

Dans le présent mémoire, nous avons essayé de grouper et d'apprécier, dans la mesure de nos moyens, les résultats des travaux qui ont été jusqu'ici publiés sur la chlorophylle, tant au point de vue morphologique que chimique et physiologique.

Aucune question de biologie végétale n'a eu le don de passionner la recherche à un plus haut degré que la connaissance de la chlorophylle, et le nombre des publications touchant la matière verte des plantes est tellement considérable que nous avons dû forcément, faute de temps, nous limiter aux travaux les plus en vue, plus particulièrement en faveur auprès des savants modernes, persuadé toutefois que des travaux intéressants pourront échapper à nos recherches. Le lien physiologique, peut-être encore secret, qui rattache la chlorophylle à la vie dispersée sur la terre, au point qu'elle en est la cause prochaine, explique suffisamment les nombreuses recherches qu'elle a provoquées.

Nous diviserons ce travail en deux grandes parties, consacrées l'une à la morphologie, l'autre à la physiologie de l'appareil chlorophyllien.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL CHLOROPHYLLIEN

I. — Répartition de la chlorophylle dans le règne végétal et dans le règne animal.

La très grande majorité des plantes ont la propriété d'élaborer, au sein du protoplasme de leurs cellules, un pigment vert, la *chlorophylle*, qui exerce une action fondamentale, au point de vue de leur nutrition.

Les différentes parties de la plante, racine, tige, feuille, fleur, peuvent renfermer de la chlorophylle; mais c'est plus particulièrement dans la feuille et dans la tige qu'elle se localise. Les racines souterraines n'en présentent jamais, car la radiation est nécessaire à la production même de la matière verte; seules quelques racines aériennes (*Hàrtwegia comosà*) ou submergées sont susceptibles d'en contenir. On peut néanmoins observer de la chlorophylle dans la racine des jeunes plantes terrestres, lorsqu'elles ont germé à la lumière, au moins dans les premiers moments du développement. Dans les pétales d'un grand nombre de fleurs et dans divers fruits, le pigment vert existe dans le jeune âge; mais il fait place, à l'âge adulte, à un autre principe coloré, jaune, orangé ou rouge. L'embryon des graines mûres est le plus souvent incolore; cependant la couleur verte qu'il possédait durant la phase antérieure subsiste dans le Pistachier, dans le Gui, le Géranium, l'Érable, etc. Pendant sa période de formation il en est presque toujours abondamment pourvu, contrairement à l'albumen. L'albumen mûr ne renferme jamais de chlorophylle, et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on en rencontre durant sa germination (Pin pignon).

La chlorophylle manque dans tout le groupe des Champignons. On la rencontre au contraire abondamment dans les

Algues, sauf toutefois la plupart des Bactériacées et quelques Nostocacées (*Beggiatoa*, *Leuconostoc*, etc.); dans les Muscinées et dans les Cryptogames vasculaires.

Parmi les Phanérogames, quelques plantes parasites, telles que la Cuscute, l'Orobanche, ou humicoles, comme le *Neottia nidus-avis*, le *Limodorum abortivum*, en sont dépourvues, et encore faut-il remarquer que le pigment brun du Neottia est associé à une petite proportion de chlorophylle et que la fleur de la Cuscute elle-même présente çà et là des grains verts dans ses cellules. D'ailleurs ces plantes peuvent, d'après Engelmann (1), dégager de l'oxygène à la lumière solaire.

La très grande majorité des animaux n'élaborent de chlorophylle dans leurs éléments à aucun moment de leur existence. Ceux qui en possèdent appartiennent aux rangs inférieurs de l'échelle zoologique. On peut citer parmi eux divers Infusoires, tels que l'*Euglena viridis* (fig. 1), l'*Euglena oxyuris* (2), le *Paramœcium bursaria*, le *Stentor polymorphus* le *Dimystax Perieri*, etc.; des Cœlentérés, comme l'*Hydra viridis;* des Turbellariés, tels que le *Convoluta Schultzii*, du groupe des Planaires, etc.

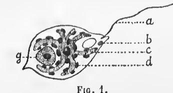


Fig. 1.

Euglena viridis (vivante). *a*, flagellum; *b*, point rouge; *c*, chromatophore étoilé; *d*, grains de paramylon; *g*, noyau. Gross. 800. (D'après Schmitz).

II. — Répartition de la chlorophylle dans les cellules.

D'une manière générale il y a deux cas à distinguer.

1. — D'ordinaire le *pigment vert* est *localisé* dans certaines régions de la cellule, et il imprègne des corpuscules de nature albuminoïde, nettement différenciés dans le protoplasme, en un mot des leucites. Les *corps chlorophylliens* ou *chloroleucites* ainsi constitués sont alors les seules parties vertes de la cellule : le protoplasme fondamental, dans lequel ils sont toujours situés, reste incolore.

1° Les *chloroleucites* sont le plus souvent *très nombreux* dans chaque cellule, particulièrement dans le parenchyme des feuilles, et se présentent alors sous la forme de grains

arrondis, ovales (fig. 2), ou même polyédriques par pression réciproque, appelés vulgairement *grains de chlorophylle.* Parfois, dans le protoplasme pariétal des cellules adultes, ils sont tellement nombreux qu'ils confluent latéralement, de manière à former une couche verte continue, dont les éléments ne restent distincts que du côté interne. Toutes ces formes se rencontrent d'ordinaire dans les différentes cellules d'une même feuille.

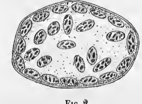


Fig. 2.

Une cellule du parenchyme lacuneux d'une feuille. Les grains de chlorophylle contiennent des granules amylacés. Gross. 1000.

Ailleurs les grains de chlorophylle sont peu nombreux dans chaque cellule, mais plus volumineux, par exemple, dans la Sélaginelle; les feuilles très minces de cette plante permettent de les observer directement, avec leur aspect normal, et sans en altérer aucunement la structure.

Enfin une cellule peut ne contenir qu'un seul et vaste grain de chlorophylle; c'est le cas pour une Hépatique, l'*Anthoceros*, dont chaque grain vert entoure complètement le noyau.

Les grains de chlorophylle peuvent se rencontrer, non seulement dans le parenchyme, mais dans les jeunes fibres ligneuses, celles de la Vigne, par exemple; dans les tubes criblés, et alors tantôt répartis également contre la paroi, tantôt accumulés vers le sommet (*Helianthus tuberosus*). Dans les tubes criblés de la *Clematis viticella*, les chloroleucites sont d'un vert clair et renferment des granules amylacés; ils sont plus apparents dans le liber du *Fœniculum officinale* (3).

2° D'autres fois, chaque cellule ne renferme qu'*un seul chloroleucite* ou tout au moins un petit nombre, et alors les chloroleucites, très développés, affectent des formes variables, mais autres que celle de grains. C'est ce qui a lieu chez un assez bon nombre d'Algues. Dans le *Mesocarpus*, par exemple, on ne trouve qu'un chloroleucite par cellule, et il a la forme d'une plaque rectangulaire axile, insérée sur les parois de cette dernière (fig. 22); il en est de même dans le *Mesotænium*, dans le *Nitzschia*, etc. Dans le genre *Closterium*, on rencontre plusieurs lames vertes longitudinales rayonnantes qui, vues de profil, simulent une étoile. Le

Zygnema cruciatum présente deux larges leucites étoilés par cellule; les *Spirogyra* (fig. 3), un ou plusieurs rubans verts spiralés, adossés contre la paroi cellulaire; le *Sphœroplea annulina*, des disques transversaux parallèles; le *Draparnaldia glomerata*, un anneau; transversal périphérique frangé, situé dans la région moyenne des cellules (fig. 4); l'*Ulva*, le *Coleochæte*, l'*Aphanochæte*, l'*Ulothrix*, etc., une plaque verte périphérique unilatérale, tout entière adossée par l'une de ses faces à la paroi cellulaire (2).

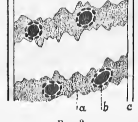


Fig. 3.

Chloroleucite spiralé d'une Spirogyre. *a*, chloroleucite; *b*, pyrénoïde avec couronne de granules amylacés: *c*, membrane cellulaire. Gross. 850. (D'après Schmitz).

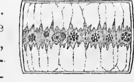


Fig. 4.

Une cellule jeune de *Draparnaldia glomerata*, montrant son chromatophore en anneau frangé, avec pyrénoïdes et grains d'amidon; le noyau est vu par transparence; en haut et en bas, des filaments protoplasmiques. Gross. 700. (D'après Schmitz).

Ces chloroleucites des Algues peuvent aussi se ramifier; ainsi dans l'*Ædogonium*, ils se présentent chacun sous la forme d'un système de filaments périphériques, dirigés suivant la longueur des cellules et fréquemment anastomosés, de manière à constituer un réseau vert à mailles incolores longitudinales; dans le *Cladophora arcta*, le même leucite en réseau est beaucoup plus irrégulier et ses mailles sont à peu près isodiamétriques (fig. 5).

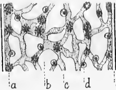


Fig. 5

Portion d'un filament de *Cladophora arcta*. *a*, pyrénoïde avec couronne de granules amylacés; *b*, protoplasme; *c*, chromatophore en réseau; *d*, noyau, situé dans le protoplasme; *g*, membrane. Gross. 700. (D'après Schmitz).

Parmi les animaux pourvus de chlorophylle, les Euglènes présentent, tantôt un (*Euglena viridis*), tantôt plusieurs (*E. oxyuris*) chloroleucites nettement ramifiés en étoile (fig. 1).

II. — Au lieu d'être localisée dans des leucites, de forme extrêmement variée, comme on vient de le voir, la *chlorophylle* peut être *diffuse*, c'est-à-dire imprégner tout le protoplasme de la cellule et les substances diverses qu'il contient, par

exemple l'amidon, sauf toutefois le noyau. C'est ce qui a lieu notamment dans la plupart des embryons, pendant leur période de formation. Après les premiers cloisonnements de l'œuf, lorsque l'embryon commence à peine à se différencier, on trouve chaque cellule occupée par un protoplasme abondant, granuleux et uniformément teint en vert, au milieu duquel est situé le noyau (Haricot, Fusain, etc.); à ce moment on ne distingue aucune trace de leucites.

Néanmoins, dans les très jeunes embryons du Pois, j'ai rencontré, au sein d'un protoplasme teint en vert foncé, de nombreux chloroleucites bien distincts de ce dernier. Il ne m'a pas été possible d'en reconnaître dans le Haricot.

En résumé, la chlorophylle présente deux substratums : tantôt elle est fixée sur des leucites, le plus souvent arrondis, ovales ou filamenteux, parfois en forme de plaques, d'étoiles ou de réseaux; elle est alors *localisée;* c'est le cas général; tantôt elle imprègne uniformément le protoplasme des cellules (jeunes embryons); elle est alors *diffuse :* dans ce cas, elle est transitoire et disparaît pendant la maturation des graines pour ne plus reparaître lors de la germination.

Pigments surnuméraires des corps chlorophylliens. — Dans un grand nombre d'Algues les corps chlorophylliens contiennent, outre la chlorophylle, un pigment surnuméraire de couleur variable, qui communique sa teinte à la plante; en masquant plus ou moins complètement la chlorophylle. On appelle plus spécialement *chromoleucites* ou chromoplastides ou chromatophores, tous les leucites colorés autrement qu'en vert.

Ainsi les Diatomées ont à l'état normal une teinte brunâtre : la matière colorante de leurs leucites est un mélange de chlorophylle, principe vert, et de *phycoxanthine*, principe jaune brun.

Les Fucacées doivent de même leur couleur brune au mélange de chlorophylle et de *phycophéine* (1), principe brun; certaines Cyanophycées (Oscillaires, etc.) doivent leur teinte d'un vert bleuâtre au mélange de chlorophylle et de *phycocyanine*, principe bleu; les Floridées enfin, leur coloration rose au mélange de chlorophylle et de *phycoérythrine*, principe rouge.

Tous ces pigments surnuméraires (phycoxanthine, phycophéine, phycocyanine, phycoérythrine) ont la propriété de se dissoudre dans l'eau, tandis qu'ils sont insolubles dans l'éther et dans l'alcool. Il suffit, pas exemple, d'abandonner dans l'eau des Floridées, entières ou mieux découpées en fragments, pour communiquer à ce liquide une teinte rose, tandis que la plante acquiert une coloration verte plus ou moins intense due à la chlorophylle.

III. — Structure des corps chlorophylliens.

Déjà en 1837, dans ses recherches anatomiques sur la chlorophylle, et plus tard, en 1855, H. Mohl (5) a montré qu'un grain de chlorophylle comprend deux parties essentielles : d'une part, un substratum, insoluble dans l'alcool et l'éther, d'aspect généralement granuleux, et un pigment vert, soluble dans ces mêmes réactifs. Le substratum est, d'après lui, une matière albuminoïde : il se colore en jaune par l'eau iodée, comme le protoplasme. Une troisième partie est constituée par les inclusions des grains de chlorophylle, particulièrement des granules amylacés, ou, fréquemment aussi, des granulations d'une autre nature (*Clivia nobilis*), qui brunissent dans l'eau iodée, au lieu de prendre la teinte bleue caractéristique de l'amidon.

Sachs (6) considère le substratum des grains verts comme protoplasmique et lui attribue les propriétés suivantes : coloration brune par l'iode; violette par l'acide sulfurique et la potasse; jaune par l'acide azotique et la potasse; gonflement par la solution de chloral.

Schmitz (11) distingue dans les grains de chlorophylle, notamment chez les Algues, des granulations vertes très fines, qui paraissent reposer sur un substratum de structure fibrillaire. Frommann (12) émet une opinion analogue : les grains verts sont pour lui différenciés, d'une part, en granulations vertes, de l'autre en filaments également colorés, anastomosés entre eux et avec les granulations, enfin en réseaux fermés.

Pour Pringsheim (13), le substratum des corps chlorophylliens est spongieux et normalement imprégné d'une substance fluide de consistance huileuse, la *lipochlore*, du pigment

vert et de l'*hypochlorine* (page 30), substance que cet auteur considère comme le premier produit de l'assimilation du carbone. Il est cependant des grains de chlorophylle qui, observés vivants, montrent dans un substratum en apparence incolore de nombreuses granulations d'un vert foncé, déjà signalées par Mohl, puis par Böhm, par exemple dans l'Asphodelus luteus. La substance spongieuse ne forme pour Pringsheim que la région périphérique des grains de chlorophylle, leur cavité centrale étant destinée à recevoir les produits élaborés par eux, l'amidon par exemple. La chlorophylle aurait donc pour substratum direct la lipochlore, et celle-ci remplirait les interstices de la substance spongieuse albuminoïde. Il faut remarquer que cette structure n'a été observée par l'auteur qu'après l'action de l'acide chlorhydrique ou de la lumière solaire concentrée : elle est en désaccord avec la plupart des observations faites sur des grains vivants. Schmitz la considère comme un produit d'altération, dû aux réactifs employés; elle paraît cependant exister dans certains cas, comme on va le voir par l'observation de cellules intactes.

Tschirch (14) partage la manière de voir de Pringsheim relativement au substratum; on observe facilement la structure spongieuse, dit-il, dans les gros grains de chlorophylle floconneux que présente la région périphérique d'une pomme de terre, exposée à la lumière; il est bon de traiter au préalable les coupes par une solution d'acide osmique au centième. Tschirch a observé également cette même structure sur des grains de chlorophylle de cellules vivantes, par exemple dans des feuilles minces de Sélaginelle. Les grains verts de cette plante sont très gros et contiennent de nombreux granules amylacés. En faisant disparaître ces derniers par le séjour à l'obscurité, on distingue un réseau de fins trabécules plasmiques, s'étendant le plus souvent à la masse entière du grain, et dont les mailles sont normalement occupées par les granules amylacés, produit secondaire de l'assimilation du carbone. Il faut ajouter que l'auteur n'a pas observé partout cette structure : fréquemment il n'a distingué que des granulations vertes. Il pense, comme Pringsheim, que le pigment vert tapisse les mailles du substratum et les remplit plus ou moins complètement.

A. Meyer (3) admet une substance fondamentale à peu près

incolore parsemée de granulations d'un vert foncé (*grana* de l'auteur). Dans le tubercule vert de l'*Acanthephippium silhetense* (fig 6), cette structure des grains de chlorophylle est particulièrement nette ; chaque grain vert contient un cristalloïde en baguette, situé latéralement ; un grain d'amidon apparaît généralement, non dans l'intérieur, mais contre le grain vert, ce qui rend l'observation de ce dernier d'autant plus facile. On voit nettement les granulations vertes, noyées dans un substratum de consistance gélatineuse, mais dont il est difficile de dire s'il est incolore ou légèrement coloré en vert. Un grand nombre d'autres plantes présentent cette même structure granuleuse. Par contre, il n'est pas rare non plus de rencontrer des grains de chlorophylle à apparence homogène, par exemple dans les jeunes plantules ; leur structure peut être homogène dans le jeune âge et granuleuse à l'âge adulte.



Fig. 6. *Acanthephippium silhetense*. *a*, grain de chlorophylle avec ses granulations vertes ; *b*, cristalloïde ; *c*, grain d'amidon. Gross. 800. (D'après Meyer).

D'après Meyer, les gouttelettes incolores que contiennent les grains de chlorophylle des *Musa*, *Strelitzia* (*S. reginæ*) et *Aloe arborescens* ne sont pas de nature oléagineuse ; elles sont insolubles dans le vinaigre radical, solubles dans l'alcool, le chloral et l'éther. Or, peu d'huiles grasses sont solubles dans l'alcool, et, quand elles le sont, elles se dissolvent en même temps dans le vinaigre radical. D'après ces caractères les gouttelettes en question ne seraient pas des gouttelettes grasses.

Schimper (15) professe une opinion analogue à celle de Meyer sur la structure des grains de chlorophylle : un stroma incolore, parsemé de vacuoles remplies d'une substance verte visqueuse, les vacuoles correspondant aux granules verts de ce dernier auteur.

Dans un travail récent, F. Schwarz (16) a étudié la structure des grains de chlorophylle, non par l'observation directe, mais par la manière dont ils se comportent en présence des différents réactifs, notamment des substances capables de les dissoudre en partie ou de les gonfler. Ce botaniste admet aussi la structure fibrillaire du substratum ; mais pour lui les fibrilles, au lieu d'être anastomosées en réseau, sont simplement placées côte à côte et tellement rapprochées dans

les grains intacts qu'il est impossible d'en fixer les limites. Les fibrilles sont vertes et unies entre elles par une substance interstitielle, plus facile à gonfler ou même à dissoudre que leur propre substance; pour les mettre en évidence, il suffira donc de provoquer un léger gonflement des grains de chlorophylle par un liquide convenablement choisi, une solution étendue de sel marin par exemple, ou simplement de l'eau.



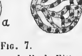


Fig. 7.
Grains de chlorophylle de *Fittonia*. *a*, les granulations vertes seules distinctes; *b*, les fibrilles qui les contiennent sont rendues évidentes par le gonflement. Gross. 1450. (D'après Schwarz).

La couleur verte des fibrilles n'a pas partout la même intensité (fig. 7) : après le gonflement, on distingue dans chacune d'elles de petites sphérules ou granulations d'un vert foncé, déjà observées par d'autres auteurs, et incluses dans la substance propre des fibrilles, qui est d'un vert pâle. La substance interstitielle paraît incolore. L'auteur désigne sous les noms de *chloroplastine* et de *métaxine* les substances chimiquement différentes qui constituent les fibrilles et la substance interstitielle.

Dans les grains de chlorophylle intacts, les granulations vertes paraissent souvent réparties d'une manière régulière dans une substance fondamentale homogène; elles sont d'autant plus visibles que les fibrilles qui les contiennent sont moins colorées; inversement les grains de chlorophylle semblent homogènes, si les granulations vertes sont très petites et en même temps les fibrilles très fortement colorées. Dans un grand nombre de cas, les granulations ne sont pas visibles par l'observation directe de cellules intactes; mais on peut toujours les mettre en évidence par le gonflement dans des solutions sucrées convenablement concentrées. La netteté des granulations diminue néanmoins avec l'âge, dans les tiges par exemple, tandis que les fibrilles restent toujours visibles, même dans des grains de chlorophylle de très petite taille.

Les différents auteurs qui se sont occupés de la structure des grains de chlorophylle ne sont pas d'accord au sujet de l'existence ou de l'absence d'une membrane. A. Meyer considère comme un produit artificiel la zone plus dense qui

apparait autour des grains de chlorophylle, lorsqu'on provoque le gonflement du protoplasma. Schwarz, Schmitz et d'autres auteurs encore admettent l'existence d'une membrane, bien qu'elle ne soit pas distincte morphologiquement; Tschirch (14) au contraire affirme sa présence et l'a observée sans aucun doute dans des cellules vivantes de plantes aquatiques, telles que l'*Elodea canadensis* (fig. 8, *b*), et plusieurs espèces de *Nitella*. Dans l'*Elodea*, par exemple, le protoplasme, dont les mouvements sont faciles à observer, entraîne avec lui les grains de chlorophylle; il arrive alors que le courant en amène deux ou plusieurs au contact l'un de l'autre : dans ce cas, chaque grain vert apparaît très nettement séparé de son voisin par une zone plasmique incolore qui l'entoure complètement et qui se distingue du protoplasme de la cellule par sa grande transparence. La membrane se voit d'ailleurs aussi autour des grains isolés. Cette observation de cellules intactes montre de plus la facilité avec laquelle les grains de chlorophylle s'aplatissent par pression réciproque, ce qui indique qu'ils sont composés d'une substance de consistance molle.



Fig. 8.
a, grains de chlorophylle renfermant des gouttelettes d'huile. Gross. 600. — *b*, grains de chlorophylle d'*Elodea* pourvus d'une membrane. Gross. 800. (D'après Tschirch).

L'auteur précité a observé également une membrane albuminoïde autour des grains verts de plantes aériennes, telles que le *Triticum repens*, le *Mnium*, Mousse dont les feuilles ne sont formées, comme l'on sait, que d'une seule assise de cellules. La membrane paraît exercer un rôle protecteur, en empêchant l'entrée, dans les grains de chlorophylle, de substances nuisibles qui viendraient, soit du protoplasme ambiant, le plus souvent alcalin et dans lequel s'accomplissent des actions chimiques très énergiques, soit du suc cellulaire dont la réaction est généralement acide. Il arrive parfois que des grains de chlorophylle tombent dans ce dernier par l'effet d'un amincissement progressif de la zone protoplasmique qui d'ordinaire les en sépare; ils jauniraient très rapidement, à cause de la transformation de la chlorophylle en chlorophyllane, si les principes acides du suc venaient à s'y répandre.

Quant à la question de savoir si le pigment vert, c'est-à-dire le mélange de chlorophylle pure et de xanthophylle, est isolé dans le substratum ou accompagné d'un autre principe, dans lequel par exemple il serait dissous, il est difficile de donner une réponse tant soit peu satisfaisante. Pringsheim admet que la chlorophylle est dissoute dans une substance oléagineuse, la lipochlore, d'ailleurs problématique; Engelmann au contraire ne pense pas qu'aucune réaction permette d'affirmer l'existence de corps gras dans les grains de chlorophylle; enfin Tschirch estime, d'après des considérations chimiques et optiques, que la substance qui accompagne la chlorophylle appartient plutôt au groupe des huiles essentielles. Toujours est-il que la chlorophylle, quel que soit son mode de répartition dans le substratum, est mélangée à d'autres corps, et en particulier aux premiers produits solubles de l'assimilation du carbone qui ultérieurement se transforment en amidon.

Inclusions des corps chlorophylliens. — Les inclusions que peuvent présenter les grains de chlorophylle sont de diverses sortes : le plus souvent elles consistent en amidon ; quelquefois en corpuscules incolores, très réfringents, d'apparence oléagineuse; plus rarement en cristalloïdes protéiques. Il peut arriver qu'un même grain vert contienne deux sortes d'inclusions simultanément, par exemple de l'amidon et des gouttelettes d'huile.

H. Mohl le premier a établi combien est fréquente la présence de *granules amylacés* au sein des grains de chlorophylle. L'eau iodée leur communique une couleur bleue plus ou moins foncée, soit directement, soit après l'action préalable d'une dissolution de potasse qui les gonfle et permet ainsi d'en mieux déceler la présence (fig. 2).

Un certain nombre de plantes ne présentent jamais d'amidon dans leurs grains de chlorophylle ; telles sont l'*Asphodelus luteus*, l'*Allium fistulosum*, l'*Orchis militaris*, le *Lactuca sativa ;* les granulations qu'on observe dans leur substratum paraissent se rapprocher de l'inuline ou du paramylon; elles sont insolubles dans l'eau, dans l'acide sulfurique, solubles à la longue dans la potasse (7).

Le *Rhipsalis funalis* contient dans ses grains de chloro-

phylle, d'après Nägeli (8), à la fois des grains d'amidon et des *gouttelettes oléagineuses* très réfringentes, au nombre de quatre à huit. Ces dernières se dissolvent à la longue dans l'alcool; elles peuvent aussi exosmoser naturellement des grains qui les contiennent et former à leur surface de petits amas mamelonnés. Le *Cereus variabilis* montre dans les cellules de l'assise sous-épidermique, de quatre à vingt corpuscules réfringents par grain de chlorophylle, solubles dans l'alcool. D'après Godlewski (9), les grains de chlorophylle du *Musa* contiennent simultanément des gouttelettes oléagineuses et des granules amylacés, si les conditions de l'assimilation sont satisfaisantes; les gouttelettes grasses ne disparaissent pas à l'obscurité, même après un séjour prolongé.

Dans les jeunes plantules de Pin pignon, notamment dans les cotylédons, j'ai pu observer aussi la formation de gouttelettes incolores (fig. 9), très réfringentes, au sein des grains de chlorophylle, qui perdaient alors progressivement leur pigment vert (10).

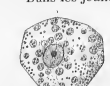


Fig. 9.

Une cellule de la tige hypocotylée du *Pinus pinea*, après 50 jours de germination, montrant la formation de gouttelettes oléagineuses brillantes dans les grains de chlorophylle. Gross. 800.

Les grains d'amidon que contiennent les corps chlorophylliens sont généralement fort petits et sans couches concentriques; c'est le cas pour ceux que présentent la plupart des feuilles : il est nécessaire d'observer ces derniers pendant le jour, car durant la nuit ils sont lentement digérés et utilisés, soit pour la croissance, soit pour la constitution des réserves (pomme de terre). Mais ils peuvent aussi prendre un développement considérable, au détriment de la substance des grains de chlorophylle, si bien que ces derniers se trouvent réduits à une mince enveloppe verte, disposée autour des grains d'amidon, et en viennent même à disparaître complètement. Le grain de chlorophylle, d'abord sans amidon, est alors remplacé par un grain d'amidon composé, quelquefois simple.

Cette transformation m'a paru particulièrement frappante dans le péricarpe de nos Légumineuses. Si l'on étudie par exemple une gousse de Haricot d'environ trois à quatre centimètres de longueur (fig. 10, *b*), on ne trouve généralement plus trace des granules amylacés que contenaient les grains

de chlorophylle pendant leur période de développement (*a*) ; ces derniers présentent une structure granuleuse des plus nettes ; leurs granulations sont d'un vert intense et séparées par une substance d'une teinte verte beaucoup plus claire. Un peu plus tard ces mêmes corps chlorophylliens contiennent de nombreux granules amylacés (*c*) et il semble bien que chacune de leurs granulations vertes ne reçoive en dépôt qu'un seul granule amylacé. Lorsque le fruit approche de sa maturité, on trouve les cellules envahies par des grains d'amidon composés, très développés, présentant encore à leur périphérie, ainsi que dans les interstices de leurs granules amylacés élémentaires, une zone plasmique d'un vert clair (*d*), qui disparaît elle-même au fur et à mesure que le péricarpe se dessèche (*g*). Dans le Pois, les grains d'amidon du péricarpe sont simples, mais se forment de la même manière.

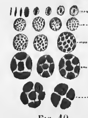


Fig. 10.

Péricarpe de *Phaseolus vulgaris*. *a*, grains d'amidon du jeune fruit, se transformant en grains de chlorophylle ; *b*, grains de chlorophylle accrus, nettement granuleux, sans amidon ; *c*, nouveaux grains d'amidon formés ultérieurement dans leur intérieur ; *d*, les mêmes, plus développés ; *g*, le grain d'amidon composé reste seul dans le fruit presque mûr. Gross. 800.

Il peut arriver aussi qu'un grain de chlorophylle donne naissance à un grain d'amidon unique, qui apparaît, soit dans l'intérieur de sa substance, soit en un point de sa surface, et qui constitue bientôt un grain d'amidon de réserve de grande taille, dont les couches concentriques sont parfaitement distinctes. C'est ce qui a lieu dans les tubercules de *Phajus* (17) et d'*Acanthephippium* (3) (fig. 13 et 6).

Les *cristalloïdes* ne se rencontrent que rarement dans l'intérieur des grains de chlorophylle ; on peut citer à cet égard les tubercules de *Phajus grandifolius* (fig. 11-13) et d'*Acanthephippium* (fig. 6), développés à la lumière.

Les grains de chlorophylle de ces deux plantes sont de grande taille. Ceux de l'*Acanthephippium* présentent, d'après A. Meyer, une structure nettement granuleuse et contiennent chacun un cristalloïde incolore, allongé en baguette et situé dans le voisinage de leur périphérie ; de plus un grain d'amidon, destiné à devenir très gros, se développe quelque part à leur surface. Dans le *Phajus*, le cristalloïde est analogue

au précédent et se trouve parfois nettement situé en dehors du grain de chlorophylle ; le grain d'amidon développé au

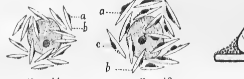


Fig. 11.

Un noyau d'une cellule du tubercule de *Phajus grandifolius*, entouré de cristalloïdes *b*, portant chacun un petit leucite *a*.

Fig 12.

Le même plus âgé, montrant les grains d'amidon *c*, nés dans les leucites.

Fig. 13.

Dans le tubercule verdi : *a*, leucite vert granuleux ; *b*, cristalloïde ; *c*, grain d'amidon. Gross. 800. (D'après Meyer).

sein de ce dernier peut atteindre ici jusqu'à un dixième de millimètre de longueur. Lorsqu'on laisse séjourner une préparation de *Phajus* dans l'eau, les cristalloïdes absorbent ce liquide, se gonflent et finissent par se transformer en une large vésicule à fine membrane.

Les corps chlorophylliens des Algues, qui sont souvent, comme l'on sait, très étendus, renferment çà et là des corpuscules arrondis, désignés par Schmitz (2) sous le nom de *pyrénoïdes;* c'est généralement autour des pyrénoïdes que se déposent les granules amylacés provenant de l'assimilation du carbone, sous la forme d'une plage amylacée circulaire; par exemple, dans les *Spirogyra*, dans les *Mesocarpus*, dans le *Cladophora arcta*, etc. Toutefois les grains d'amidon peuvent aussi apparaître dans les parties des corps chlorophylliens qui ne sont pas dans le voisinage immédiat des pyrénoïdes; c'est le cas pour l'*Ædogonium*. Les pyrénoïdes se rencontrent chez la plupart des Algues vertes (fig. 14); ils manquent dans le *Vaucheria*, le *Botrydium*, l'*Udotea*. Les Algues rouges et brunes en sont plus rarement pourvues. Ils peuvent se diviser.

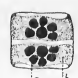


Fig. 14.

Hyalotheca mucosa. A gauche, division du pyrénoïde en deux; *a*, amidon; *b*, chromatophore. A droite, les deux couronnes amylacées se sont complétées; *c*, pyrénoïde Gross. 800. (D'après Schmitz).

D'après ce qui vient d'être exposé dans le présent chapitre, on peut dire qu'un grain de chlorophylle comprend deux parties : 1° une *substance propre*, formée elle-même d'un substratum albuminoïde, généralement différencié en fibrilles, puis de granulations vertes, situées dans ces dernières et renfermant le pigment chlorophyllien, soit pur, soit mélangé à d'autres substances, enfin probablement d'une membrane; 2° des *inclusions*, consistant le plus souvent en grains d'amidon, tantôt transitoires (feuilles), tantôt de réserve (*Phajus*); fréquemment aussi en gouttelettes oléagineuses incolores et très réfringentes (*Cereus*); moins souvent en cristalloïdes protéiques (*Acanthephippium*).

IV. — Pigments chlorophylliens.

Les grains de chlorophylle contiennent normalement deux principes colorants mélangés, savoir : un pigment vert, la chlorophylle proprement dite ou chlorophylle pure, et un pigment jaune ou xanthophylle. Nous désignerons leur mélange sous le nom de chlorophylle.

Déjà en 1865, Trécul (17) avait observé, dans l'intérieur même des cellules, la formation d'aiguilles cristallines qu'il considéra comme de la chlorophylle cristallisée. Lorsqu'en effet on sépare, par la macération, des lames minces de l'écorce du *Lactuca altissima*, on y trouve, en les examinant sous le microscope, de nombreux cristaux aiguillés verts, groupés en touffes ou en aigrettes et solubles dans l'éther. Certaines de ces lames ont présenté à l'auteur à la fois des houppes vertes et des grains de chlorophylle dont les uns étaient intacts, les autres anguleux, d'autres enfin déjà pourvus d'assez longues aiguilles groupées. Cette intéressante observation de Trécul passa pour ainsi dire inaperçue.

Gautier (18) est parvenu, en 1877, à séparer chimiquement de la plante un principe vert cristallisé. Il se sert de différentes herbes, notamment d'Épinard, de Graminées. Les feuilles, fraîchement cueillies, sont broyées dans un mortier, puis traitées par l'alcool pur. La teinture alcoolique, qui renferme les deux pigments chlorophylliens, est versée sur une couche de noir animal en grains : les deux principes colorants sont retenus et le liquide qui traverse le noir est

décoloré. On traite ensuite le noir par l'alcool faible à 65°, qui dissout seulement la xanthophylle et laisse cristalliser ce pigment par évaporation; puis on verse de l'éther anhydre ou mieux de l'huile légère de pétrole, qui dissout la chlorophylle pure et se colore en vert foncé. En évaporant lentement cette liqueur, on obtient de la chlorophylle cristallisée.

La chlorophylle cristallisée se présente sous la forme d'aiguilles aplaties, de consistance molle, d'un vert très intense, et paraissant appartenir au système du prisme rhomboïdal oblique. Abandonnée à l'air, elle acquiert lentement par oxydation une teinte jaune. Les cristaux sont dichroïques, vert foncé par réflexion, rouge brun par transmission. Ils sont insolubles dans l'eau, solubles dans l'alcool, l'éther, la benzine, le chloroforme, le sulfure de carbone. Ils ne renferment pas trace de fer : ce fait est en désaccord avec les expériences de Gris (47), de Salm-Horstmar (20) et de Sachs (19), d'après lesquelles on peut provoquer la chlorose chez les plantes en les privant de fer et déterminer de nouveau le verdissement en leur rendant cet élément essentiel.

D'après Gautier, la composition centésimale de la chlorophylle est la suivante :

	Épinard.		*Graminées.*
C......	73,97	....	73,40
H......	9,80	....	9,70
Az.....	4,15	....	5,62
O	10,33	....	9,57
Cendres; phosphates	1,75	....	1,71

On peut se demander si les cristaux en question représentent bien de la chlorophylle pure, étant donnée la facilité avec laquelle le pigment vert s'altère à l'air. Le broiement des feuilles et l'absorption du principe colorant par le noir animal paraissent être deux causes de transformation du pigment vert primitivement contenu dans les feuilles. Hoppe-Seyler considère les cristaux de Gautier, de même que ceux obtenus par Rogalski (21) comme un mélange de chlorophyllane, de cire et d'érythrophylle. Le spectre de leur dissolution diffère du spectre normal de la chlorophylle par la présence d'une bande supplémentaire, située entre $\lambda = 513$ et

λ = 490 millionièmes de millimètre, qui caractérise les dissolutions de chlorophylle plus ou moins altérées par oxydation.

Hoppe-Seyler (22) a obtenu par un procédé autre que le précédent des cristaux verts qu'il désigne sous le nom de *chlorophyllane*, pour montrer qu'ils ne représentent qu'une modification de la chlorophylle pure. Il traite d'abord des feuilles par l'éther pour en séparer la cire; puis par l'alcool. La teinture verte ainsi préparée est lentement évaporée : l'extrait, d'abord lavé à l'eau, est dissous par l'éther. Il fait cristalliser ensuite la chlorophyllane dans l'alcool, à plusieurs reprises. Les aiguilles ou tablettes fraîchement préparées sont vertes; à la longue elles passent lentement au brun.

L'analyse de ces cristaux a donné les résultats suivants, d'ailleurs parfaitement concordants avec ceux de Gautier :

C..............	73.4	O.............	9 57
H..............	9.7	Ph............	1.37
Az.............	5.62	Mg............	0.34

On peut se rendre compte d'une manière simple de l'existence de deux principes colorants dans les grains de chlorophylle. On abandonne à elle-même une dissolution alcoolique de chlorophylle dans une petite coupelle; lorsqu'elle est complètement évaporée, on remarque qu'il s'est formé en dehors un cercle jaune, puis un cercle d'un vert bleuâtre et enfin plus en dedans un cercle d'un vert pur. Cette observation montre que le principe jaune est moins soluble dans l'alcool concentré que la chlorophylle pure (23).

Kraus (24) base sa méthode de séparation du pigment vert et du pigment jaune sur l'action de la benzine. A une teinture alcoolique faible de chlorophylle il ajoute un volume égal de benzine et agite le mélange : la chlorophylle pure, peu soluble dans l'alcool faible, passe tout entière dans la benzine, tandis que la xanthophylle est dissoute par l'alcool. Après un certain temps de repos, la liqueur se sépare en deux couches : l'inférieure, jaune, est une teinture alcoolique de xanthophylle; la supérieure, verte, est une dissolution de chlorophylle pure (*cyanophylle* de l'auteur) dans la benzine. Cette

dernière renferme il est vrai une petite quantité de xanthophylle et inversement; toujours est-il que la benzine n'exerce aucune action chimique sur la teinture de chlorophylle, et il est bien démontré par l'expérience précédente que la chlorophylle normale est formée du mélange de deux pigments, l'un jaune, l'autre vert.

Au lieu de benzine, on peut aussi se servir de sulfure de carbone, d'huiles essentielles, etc... pour isoler la chlorophylle pure.

En traitant la solution benzique de chlorophylle pure par le chlorure de baryum, le principe colorant se précipite, au bout de quelques heures, sous la forme d'un dépôt floconneux, d'un vert foncé; les impuretés, notamment la petite quantité de xanthophylle, restent dans la liqueur. On le recueille sur un filtre; on le lave à l'alcool étendu et on le dissout ensuite dans l'alcool à 95°. La solution ainsi obtenue, que l'on peut faire cristalliser, présente d'après Tschirch (14) tous les caractères spectroscopiques et chimiques de la chlorophylle pure que contient la teinture fraiche, employée à son extraction. On peut la considérer comme une solution de chlorophylle pure.

De même, en versant de l'alumine gélatineuse fraichement préparée dans une teinture de chlorophylle, comme l'a fait Frémy (25), la laque ainsi constituée renferme la chlorophylle pure, qu'on peut ensuite en retirer par l'ébullition dans l'alcool concentré; la xanthophylle au contraire reste dans la liqueur.

Tschirch (14) est arrivé à préparer un pigment vert qui présente non seulement les caractères spectroscopiques de la chlorophylle que renferme une teinture alcoolique de feuilles fraiches, mais ceux des feuilles vivantes, et en conséquence le considère comme de la chlorophylle pure, si tant est qu'il soit permis de conclure de l'identité des caractères spectraux à l'identité de composition chimique des substances considérées. A cet effet, il se sert de chlorophyllane, qu'il purifie par cristallisation répétée, et qu'il soumet ensuite à l'action de corps réducteurs, à une douce température : la chlorophyllane se transforme en un corps d'un vert intense dont les dissolutions présentent une remarquable fluorescence rouge; ce corps ne serait autre que la chlorophylle

pure. L'auteur n'a pu arriver jusqu'ici à la faire cristalliser : il l'a obtenue seulement sous la forme de gouttelettes oléagineuses ou d'une poudre d'un brun foncé. Les acides étendus la transforment de nouveau en chlorophyllane.

Enfin Hansen (26) prépare la chlorophylle pure en saponifiant une teinture fraiche de jeunes plantules de Blé ; il considère comme erronée l'opinion d'après laquelle ce traitement altèrerait la chlorophylle. Après avoir concentré rapidement la teinture de chlorophylle, on verse goutte à goutte de la soude dans la liqueur bouillante, en agitant constamment et en remplaçant l'alcool par de l'eau au fur et à mesure qu'il s'évapore. On sépare ensuite le savon formé en faisant bouillir l'extrait avec une solution de chlorure de sodium : le savon se présente sous la forme de masses granuleuses d'un vert foncé. On le traite par l'essence de pétrole, qui dissout un principe jaune, la xanthophylle, et cela à plusieurs reprises, puis par l'éther additionné d'une petite quantité d'alcool, qui dissout la chlorophylle pure. Par évaporation, les deux dissolutions laissent cristalliser les pigments chlorophylliens. La xanthophylle se présente en aiguilles d'un jaune foncé; la chlorophylle pure, par cristallisation répétée dans ses dissolutions éthérées, en sphérocristaux, présentant très nettement la croix noire avec les nichols croisés.

Quant à la nature chimique de la chlorophylle, Schunck (27) considère cette substance comme un glucoside; Hoppe-Seyler (22), comme une lécithine, résultant de la combinaison de choline avec la glycérine et l'acide phosphorique. Toujours est-il qu'elle ne contient pas de fer, contrairement à l'opinion anciennement reçue.

D'après ce qui vient d'être exposé relativement aux pigments chlorophylliens, il semble que les trois derniers principes colorants verts puissent seuls être considérés comme de la chlorophylle pure, semblable ou tout au moins voisine de celle que contiennent normalement les cellules vivantes. Quant aux cristaux de Gautier et probablement aussi ceux observés par Trécul, ils paraissent représenter la chlorophyllane de Hoppe-Seyler.

— La xanthophylle, dont on vient d'indiquer plusieurs modes de préparation, peut encore être retirée des plantes étiolées, où elle existe seule, sans mélange avec aucun autre

pigment. Pour cela, on fait bouillir dans l'eau des feuilles étiolées, on les dessèche; on les pulvérise et on les traite par l'alcool fort. La dissolution alcoolique est versée ensuite sur du noir animal, qui retient la xanthophylle et laisse passer les autres substances dissoutes, notamment la cire. Après avoir décanté, on lave le charbon avec de l'alcool faible qui redissout la xanthophylle. Par évaporation elle cristallise.

Propriétés de la chlorophylle pure. — La chlorophylle pure est un principe azoté soluble dans l'alcool, dans les huiles grasses et essentielles; plus facilement dans la benzine, dans l'éther et dans le sulfure de carbone. Sa dissolution présente une belle teinte d'un vert émeraude; elle est plus stable que la teinture alcoolique des feuilles. Elle est dichroïque et fluorescente en rouge.

Traitée par la potasse et agitée ensuite avec l'éther, elle abandonne à ce dernier un principe colorant d'un jaune d'or, provenant d'un dédoublement chimique et qu'il ne faut pas confondre avec la xanthophylle. Les acides étendus la colorent en jaune et la convertissent lentement en *chlorophyllane* : celle-ci cristallise facilement par évaporation, surtout si l'on emploie de l'acide acétique.

L'acide chlorhydrique concentré transforme d'abord la chlorophylle pure en chlorophyllane, qui ensuite est dédoublée en deux corps, la *phyllocyanine*, bleue, soluble dans l'acide chlorhydrique, et la *phylloxanthine*, d'un jaune brun, qu'on sépare du mélange au moyen de l'éther.

Le spectre d'absorption de la chlorophylle (24) est caractérisé par quatre bandes noires, I, II, III, IV, situées dans la moitié la moins réfrangible du spectre; c'est la bande III qui est la moins intense. Comparé au spectre de la chlorophylle des feuilles vivantes, il en diffère simplement parce que les bandes d'absorption sont toutes un peu plus éloignées du rouge, et de plus que pour les feuilles vivantes c'est la bande IV qui est la moins intense. Cette différence tient à ce que la solution alcoolique de chlorophylle pure est toujours légèrement oxydée au moment même de son extraction par les substances étrangères, les acides de suc cellulaire par exemple, entraînées avec elles; cette oxydation se traduit par la

formation d'une faible quantité de chlorophyllane qui a pour effet d'obscurcir la bande IV.

La chlorophylle pure obtenue par réduction de la chlorophyllane présente, d'après Tschirch, tous les caractères spectroscopiques de la feuille vivante. Cet auteur a obtenu les résultats suivants :

Solution alcaline de Chlorophylle pure.

(Couche de 17mm d'épaisseur)	(Couche de 63mm d'épaisseur).	
Bande I : de $\lambda = 670$ à $\lambda = 640$ ([1]).		
Bande II : de $\lambda = 620$ à $\lambda = 600$	Bandes I, II, III	de $\lambda = 680$
Bande III : de $\lambda = 583$ à $\lambda = 560$	(fusionnées).	à $\lambda = 555$
Bande IV : manque	Bande IV	de $\lambda = 583$
		à $\lambda = 525$

Feuilles vivantes (3 feuilles).	Feuilles vivantes (5 feuilles).	
Bande I : de $\lambda = 700$ à $\lambda = 645$		
Bande II : de $\lambda = 630$ à $\lambda = 613$	Bandes I, II, III	de $\lambda = 700$
Bande III : de $\lambda = 600$ à $\lambda = 575$	(fusionnées).	à $\lambda = 570$
Bande IV : manque	Bande IV	de $\lambda = 550$
		à $\lambda = 540$

Dans l'un et l'autre cas, on observe de plus l'absorption de la partie la plus réfrangible du spectre.

La bande I est située dans le rouge et comprise entre les raies B et C de Fraunhofer ; la bande II est située dans l'orangé entre les raies C et D ; la bande III, dans le jaune, un peu après la raie D ; enfin la bande IV, dans le jaune-vert, un peu en deçà de E.

A mesure que l'épaisseur de dissolution ou de feuilles, traversée par la lumière, devient plus grande, les bandes d'absorption confluent entre elles et finissent par occuper toute l'étendue du spectre visible ; ce dernier résultat est obtenu avec une dissolution de chlorophylle pure d'environ 250 millimètres d'épaisseur, ou avec sept feuilles superposées. Si au contraire l'épaisseur traversée est très faible, si par exemple elle n'est que de quelques millimètres, la bande I seule est visible ; les bandes II, III, IV, n'apparaissent net-

(1) En millionièmes de millimètre.

tement qu'avec des épaisseurs moyennes, par exemple avec 50 millimètres de dissolution alcoolique.

Action des alcalis sur la chlorophylle. — En présence des alcalis, la chlorophylle ne se transforme plus en chlorophyllane : le pigment vert se combine à la base et constitue ainsi un sel stable, le chlorophyllate de soude par exemple.

Chautard (29) a le premier étudié les modifications qu'éprouve le spectre de la chlorophylle sous l'influence des alcalis. Cet auteur a montré que la bande I y est constamment dédoublée : il la désigne avec raison sous le nom de bande spécifique. De plus, toutes les bandes indistinctement sont déplacées vers le bleu et les bandes moyennes, surtout la troisième, sont devenues beaucoup moins distinctes.

Le spectre des sels alcalins de la chlorophylle se rapproche assez de celui du pigment vert que renferme le tégument de la *Bonelia viridis*. Les dissolutions aqueuses et alcooliques de ces sels sont d'un beau vert émeraude et beaucoup plus stables que la teinture brute de chlorophylle ; lorsqu'on les traite par l'acide chlorhydrique concentré, elles acquièrent une teinte bleue due à la phyllocyanine.

Propriétés de la xanthophylle. — La xanthophylle qui coexiste dans les cellules vivantes avec la chlorophylle pure, présente les mêmes propriétés que les principes jaunes qu'on peut retirer de cette dernière par décomposition chimique. Par exemple, en traitant une solution de chlorophylle pure dans la benzine par le sodium, comme l'a fait Sachsse (28), il se forme au bout de quelque temps un précipité vert, tandis que la benzine acquiert une belle teinte jaune d'or.

Les dissolutions de xanthophylle ne présentent pas trace de fluorescence, lorsqu'elles sont complètement pures. En présence des acides, des alcalis, les pigments jaunes se montrent moins altérables que la chlorophylle. La lumière solaire ne les décompose pas. La xanthophylle ne contient pas d'azote.

Le spectre d'une dissolution étendue de xanthophylle est caractérisé par trois bandes d'absorption V, VI, VII, dont l'une occupe la partie la plus réfrangible du spectre lumineux vers la raie H, et les deux autres la région bleue ; ces derniè-

res sont situées, l'une entre les longueurs d'onde 490 et 460, l'autre entre 445 et 430 millionièmes de millimètre.

Il résulte de là que le spectre d'une teinture fraîche de chlorophylle doit présenter sept bandes d'absorption (I-VII), les quatre premières pour la chlorophylle pure, les trois autres plus larges, pour la xanthophylle; c'est en effet ce que vérifie l'expérience : le spectre de la chlorophylle est bien le résultat de la superposition du spectre de la chlorophylle pure et de celui de la xanthophylle.

L'étioline présente, comme la xanthophylle, les bandes d'absorption V, VI et VII; Wiesner, Kraus et d'autre auteurs considèrent ces deux corps comme identiques. Il faut remarquer toutefois qu'en couche très épaisse l'étioline présente dans la portion la moins réfrangible du spectre les bandes I-IV de la chlorophylle pure, et même la bande II y est dédoublée. D'après Hansen (26), ces bandes surnuméraires seraient dues à une petite quantité de chlorophylle, mélangée à l'étioline, de sorte que la distinction entre la xanthophylle et l'étioline, établie par Pringsheim, n'aurait plus de raison d'être.

Il en serait de même pour les pigments jaunes des fleurs.

V. — Dérivés de la chlorophylle pure.

La chlorophylle pure est un principe colorant d'une très grande altérabilité; une teinture de feuilles fraîches, quelques heures après sa préparation, présente déjà de légères modifications dans ses caractères spectroscopiques, par l'effet d'une oxydation lente exercée par l'oxygène de l'air ou par les substances étrangères entraînées avec la chlorophylle. L'altération est d'ailleurs d'autant plus profonde que l'intensité lumineuse est plus grande.

Les principaux dérivés de la chlorophylle sont : la chlorophyllane, la phyllocyanine, l'acide phyllocyanique, la phylloxanthine, et des principes jaunes se rapprochant de la xanthophylle.

1° Chlorophyllane. — La chlorophyllane (fig. 15) est un produit d'oxydation de la chlorophylle; elle apparaît déjà

dans une teinture de feuilles fraîches, abandonnée à l'air, par l'effet de l'oxygène atmosphérique, ainsi qu'il résulte des recherches de Jodin (30), de Gerland (31), de Muller (23).

La chlorophyllane a été découverte en 1879 par Hoppe-Seyler. On peut l'obtenir en assez grande quantité, en cristaux très développés, de plusieurs centimètres de longueur.

Pour la préparer, Hoppe-Seyler traite d'abord des feuilles par l'éther pour en séparer la cire ; puis par l'alcool ; il évapore la teinture alcoolique, lave le résidu à l'eau, le reprend par l'éther et enfin le fait cristalliser à plusieurs reprises dans l'alcool. Dans cette opération, la chlorophylle est oxydée, non seulement par l'oxygène de l'air, mais par les acides provenus du suc cellulaire des feuilles. Il a été d'ailleurs reconnu que la formation de chlorophyllane est d'autant plus abondante que le suc cellulaire est plus acide.

L'*hypochlorine*, substance cristallisée brune, considérée par Pringsheim (13) comme le premier produit de l'assimilation du carbone, n'est pas autre chose que de la chlorophyllane. Pour l'obtenir, cet auteur traite une coupe tangentielle de feuille d'Iris par l'acide chlorhydrique étendu. Les grains de chlorophylle deviennent jaunâtres et laissent bientôt exosmoser des gouttelettes vertes, contenant le pigment normal déjà plus ou moins altéré, tandis qu'en d'autres points apparaissent des aiguilles sinueuses, contournées sur elles-mêmes, ou des masses cristallines microscopiques, de couleur brune. A la longue, par exemple au bout de quelques semaines ou de quelques mois, les gouttelettes vertes finissent

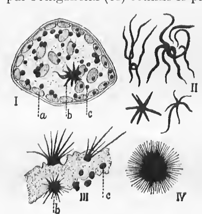


Fig. 15.

I. Une cellule traitée par l'acide chlorhydrique étendu ; *a*, grains de chlorophylle ; *b*, chlorophyllane cristallisée ; *c*, gouttelettes vertes issues des grains de chlorophylle. Gross. 600.
II. Cristaux de chlorophyllane ou hypochlorine. Gross. 800.
III. Portion d'une spire verte de spirogyre avec *b*, chlorophyllane ; *c*, gouttelettes brunes. Gross. 800.
IV. Sphérocristal de chlorophyllane. Gross. 1100. (D'après Meyer et Tschirch).

elles-mêmes par cristalliser; mais il suffit d'ajouter à la préparation désséchée un peu d'acide acétique pour provoquer en peu de temps leur cristallisation : cet acide les dissout, les modifie en une substance voisine, précisément l'hypochlorine, qui se précipite sous forme de belles aiguilles.

Les cristaux ne se forment pas par l'acide chlorhydrique, lorsque la plante a été au préalable soumise à l'action de la lumière solaire concentrée, en d'autres termes, lorsque les grains de chlorophylle ont été fortement oxydés.

L'action de l'eau chaude sur les grains de chlorophylle détermine, comme l'acide chlorhydrique ou acétique, l'expulsion de gouttelettes vertes, solubles dans l'alcool et dans l'éther, qui plus tard se convertissent de même en cristaux d'hypochlorine.

D'après Pringsheim, la réaction dite de l'hypochlorine n'a jamais lieu dans les cellules mortes; elle peut aussi être entravée dans des cellules vivantes par la présence de substances qui gênent la cristallisation, par exemple le tannin.

A. Meyer (3) obtient facilement les cristaux d'hypochlorine — ou, si l'on veut, de chlorophyllane — en traitant des feuilles entières de *Sambucus nigra* par une petite quantité d'acide acétique (vinaigre radical), à 100°, puis passant rapidement la liqueur chaude au travers d'un linge et laissant refroidir; il se précipite bientôt de longues aiguilles cristallines. On les purifie complètement par de nouvelles cristallisations.

Si l'on prolonge l'action de l'acide acétique à 100°, la liqueur ainsi concentrée laisse déposer des sphérocristaux très développés (fig. 15, IV), quelquefois aussi des aiguilles bifurquées et très flexueuses.

On peut, d'après le même auteur, obtenir des aiguilles isolées d'hypochlorine, en traitant une coupe fraîche de feuille d'Iris par une goutte d'éther de pétrole; la cristallisation a lieu au bout de quelques jours. De même (32), en plaçant la coupe fraîche sur la lame de verre avec une goutte d'alcool et recouvrant le tout avec une lamelle, on obtient après l'évaporation lente de la teinture ainsi préparée, de petits cristaux de chlorophyllane, contre les bords de la lamelle (Borodin).

Les propriétés de l'hypochlorine sont en tout semblables à celles de la chlorophyllane, et dès lors cette dernière dénomination, plus ancienne, doit seule subsister.

Enfin, plus simplement, on obtient de la chlorophyllane en faisant agir sur les feuilles, préalablement privées de cire par l'éther, de l'acide chlorhydrique étendu; ajoutant ensuite de l'alcool, et réduisant la liqueur à la moitié de son volume primitif, il se forme, par refroidissement, un abondant précipité de chlorophyllane impure, qu'on purifie facilement par des cristallisations répétées dans l'alcool.

Filhol (33), en traitant la teinture de chlorophylle par des acides organiques, a obtenu un précipité qui, loin de représenter la chlorophylle pure, paraît simplement constituer de la chlorophyllane, étant donnée l'action exercée par les acides minéraux sur le pigment vert; dans ce cas, la liqueur prend une teinte jaune, due à la xanthophylle.

Enfin, nous avons déjà dit précédemment que la chlorophylle de Gautier est essentiellement constituée par cette même chlorophyllane.

Propriétés de la chlorophyllane. — La chlorophyllane se présente sous des formes variables, selon les conditions dans lesquelles s'est faite la cristallisation. Si elle se produit lentement, elle constitue de préférence de petites tablettes cristallines, des aiguilles arquées, ou de longs filaments enroulés sur eux-mêmes; d'autres fois ce sont surtout des amas cristallins irréguliers. Par de nouvelles cristallisations, la chlorophyllane, ainsi purifiée, affecte presque toujours la forme de sphérocristaux bruns.

La chlorophyllane est insoluble dans l'eau, presque insoluble dans l'acide acétique froid; elle se dissout dans l'alcool, l'éther, la benzine, le sulfure de carbone, le chloroforme, l'huile de ricin, l'acide acétique chaud; l'eau bouillante la convertit en gouttelettes qui, par refroidissement, se déposent sous la forme de sphérocristaux.

Les dissolutions de chlorophyllane sont brunes et très fluorescentes; elles possèdent un spectre d'absorption caractérisé par le dédoublement de la bande IV, qui se produit d'ailleurs, comme l'a montré Hagenbach (34), dans toutes les dissolutions chlorophylliennes plus ou moins altérées.

Une dissolution alcoolique de moyenne concentration présente, d'après Tschirch (14), les bandes suivantes :

Bande	I entre $\lambda =$	680 et $\lambda =$	640
—	II.........	620.......	590
—	III........	570.......	560
—	IVa.......	550.......	530
—	IVb.......	513.......	490
—	V depuis..	470 jusqu'au bout du spectre.	

La bande IVb est caractéristique pour la chlorophyllane; elle est large et foncée, de même que la bande IVa.

La lumière de fluorescence de la chlorophyllane est rouge et son spectre ne consiste qu'en une seule bande lumineuse située dans la région rouge du spectre solaire ; l'étendue de cette bande est un peu moindre que celle qui correspond à la lumière de fluorescence de la chlorophylle pure.

Lorsqu'on traite la chlorophyllane par les agents réducteurs, elle se convertit en chlorophylle pure.

La formation de chlorophyllane n'a pas lieu dans des solutions de chlorophylle additionnées d'alcali; la chlorophylle, qui joue ici le rôle d'un acide faible, se combine en effet à la potasse ou à la soude pour former un sel stable, dont la coloration reste verte et qui émet une lumière de fluorescence d'un rouge foncé.

La stabilité de ces sels est utilisée pour la conservation des légumes verts : ceux-ci, additionnés de carbonate de soude, se maintiennent pendant des années avec une belle teinte verte, due au sel alcalin de la chlorophylle, la production de chlorophyllane brune étant alors arrêtée.

2° Phyllocyanine, acide phyllocyanique, phylloxanthine. — La chlorophylle pure ou son produit d'oxydation, la chlorophyllane, peuvent donner lieu par dédoublement chimique à différents principes colorants, notamment la phyllocyanine, l'acide phyllocyanique, la phylloxanthine, l'acide phyllopurpurique.

Lorsqu'on traite une dissolution pure de l'un ou l'autre de ces deux corps par l'acide chlorhydrique concentré et l'éther, on obtient deux pigments différents : l'acide qui forme la couche inférieure, offre une teinte bleue, due à la *phyllocyanine;*

l'éther, qui surnage, est coloré en jaune par la *phylloxanthine*. En répétant à plusieurs reprises l'action de l'éther sur la couche acide, et l'action de l'acide chlorhydrique sur la couche éthérée, on arrive à isoler complètement les deux pigments.

Frémy (35) a obtenu ces deux corps en faisant agir directement le mélange d'acide chlorhydrique et d'éther sur une teinture brute de chlorophylle; mais ici, la solution éthérée jaune contient non seulement la phylloxanthine provenant du dédoublement de la chlorophylle pure, mais la xanthophylle, principe jaune tout différent, qui accompagne normalement cette dernière et qui est très soluble dans l'éther.

Lorsqu'on traite la chlorophylle cristallisée par l'acide chlorhydrique, celui-ci se colore immédiatement en bleu par la phyllocyanine; il reste un faible résidu, d'un jaune brun, insoluble dans cet acide, mais soluble dans l'éther, dans la benzine, dans l'alcool : c'est la phylloxanthine.

L'acide sulfurique concentré dissout la chlorophyllane et acquiert une teinte d'un bleu verdâtre; la dissolution présente les caractères spectraux de la phyllocyanine.

Le spectre de la phyllocyanine présente quatre bandes d'absorption comprises entre les raies A et F du spectre solaire; la solution de ce pigment reste pendant longtemps inaltérée, aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière.

En évaporant une solution bleue de phyllocyanine ou en la précipitant par un excès d'eau, on obtient un corps brun, à reflets bleu-verdâtres assez faibles, appelé *acide phyllocyanique*. Cette acide se combine facilement avec les alcalis pour former des phyllocyanates, solubles s'ils sont à base de potasse ou de soude, insolubles s'ils sont à base métallique. On peut encore obtenir un phyllocyanate alcalin en traitant la chlorophyllane à chaud par une solution de potasse (*Chlorophyllansaüre* de Hoppe-Seyler).

L'acide phyllocyanique a été depuis longtemps préparé par différents chimistes, notamment Pfaundler (36), Morot (37), Berzelius (38), Harting (39), Mulder (40).

Sa composition chimique est représentée par la formule $C^{19}H^{22}Az^{2}O^{3}$.

Le spectre d'une dissolution alcoolique d'acide phyllocyanique présente ce caractère curieux d'offrir les mêmes bandes

d'absorption que la chlorophyllane. Cette dernière se distingue cependant très nettement de l'acide phyllocyanique par d'autres propriétés, notamment pas la difficulté avec laquelle elle se dissout dans la potasse. On voit par là que l'identité des spectres d'absorption de deux substances ne permet pas de conclure avec certitude à l'identité de leur composition chimique.

Traitée par les agents réducteurs, à une douce température, la solution brune d'acide phyllocyanique acquiert une belle teinte bleue : la substance nouvelle ainsi formée possède un spectre d'absorption à peu près semblable à celui de la chlorophylle pure.

Le spectre de la phylloxanthine ne présente que quatre bandes d'absorption, situées dans la moitié la moins réfrangible du spectre solaire; on n'y observe pas, comme pour l'acide phyllocyanique, le dédoublement de la raie IV. Il est important de remarquer ici que la phylloxanthine diffère essentiellement de la xanthophylle, non seulement par ses caractères spectraux, mais par ses propriétés chimiques. On se rappelle que la xanthophylle est définie spectroscopiquement par trois bandes d'absorption, situées l'une dans le violet, les deux autres dans le bleu.

Lorsqu'on traite une solution de chlorophylle par un excès de potasse, à la température de 210 degrés elle éprouve une curieuse modification : sa teinte, de vert pur qu'elle était, passe au rouge pourpre, en même temps que se dégagent des vapeurs ammoniacales. Tschirch donne le nom d'*acide phyllopurpurique* à ce principe colorant.

VI. — Action des réactifs sur les grains de chlorophylle.

Lorsqu'on observe des corps chlorophylliens dans des cellules vivantes inaltérées, ils se présentent sous un aspect bien différent de celui qu'ils revêtent, lorsque des tranches minces d'organes verts sont restées pendant quelque temps en rapport avec des réactifs, tels que l'eau pure, l'eau sucrée, les acides, etc., qui sont ou peuvent être nécessaires à l'observation microscopique. Il est bon de connaître les principales modifications exercées par ces réactifs sur les corps

chlorophylliens, afin de ne pas s'exposer à prendre pour une structure normale ce qui en réalité n'est qu'une structure plus ou moins altérée.

Action de l'eau ; de l'eau sucrée. — Les grains de chlorophylle étant composés de principes albuminoïdes, il n'est pas étonnant que leur pouvoir endosmotique vis-à-vis de l'eau soit considérable. Ils absorbent effectivement ce liquide en grande quantité, se gonflent, mais sans jamais se dissoudre en totalité; seule, la métaxine (16), qui unit entre eux leurs filaments constitutifs, paraît soluble dans l'eau.

En 1873, Briosi (41) avait déjà remarqué que les corps chlorophylliens présentaient d'abord au contact de l'eau une structure finement ponctuée ; mais qu'à la longue apparaissaient des vésicules réfringentes, parfois très nettes, et colorées d'un vert plus pâle que la substance propre des grains de chlorophylle. Ceux-ci offrent même quelquefois la forme d'un petit amas de vésicules, dans lequel la substance verte a presque entièrement disparu.

Pendant le gonflement, les granulations vertes, parfois si distinctes et en lesquelles se localise de préférence la chlororophylle, perdent leur contour et diffusent en quelque sorte dans toute la masse des grains chlorophylliens : ceux-ci prennent ainsi un aspect trouble ; puis on voit se dessiner plus ou moins nettement les filaments verts de chloroplastine, qui se gonflent sans se dissoudre.

Les vacuoles qui prennent naissance par l'action plus prolongée de l'eau se produisent, d'après Schwarz, non dans les granulations vertes, mais dans la substance interstitielle ou métaxine. Meyer (3) a cru les voir naître au sein même des granulations, notamment dans l'*Acanthephippium silhetense*, dont les grains de chlorophylle ont une structure granuleuse des plus nettes.

L'immersion dans l'eau bouillante fait apparaître la structure fibrillaire, uniformément teinte en vert; un séjour prolongé dans ce même liquide provoque l'exosmose de gouttelettes oléagineuses, renfermant le pigment vert plus ou moins modifié: on sait qu'à la longue ces gouttelettes se métamorphosent en chlorophyllane.

Une solution de saccharose à 5 0/0 ne gonfle que faiblement les grains de chlorophylle; il n'y apparaît pas de va-

cuoles; une solution à 20 0/0 ne les modifie pas sensiblement; enfin une solution saturée, qui empêche toute absorption d'eau, les laisse inaltérés.

La solution de potasse, même très étendue, gonfle fortement les grains de chlorophylle; l'eau de chaux altère très rapidement leur structure.

Action des acides et des sels; etc. — Une faible dose d'acide acétique, par exemple une dissolution à 0,2 p. 0/0, rend plus claires les fibrilles et les coagule lentement, tandis que la métaxine se gonfle et se creuse de vacuoles. A la longue, la chlorophylle est transformée en chlorophyllane. Une solution d'acide acétique plus concentrée, à 20 p. 0/0 par exemple, altère la coloration des corps chlorophylliens; leur teinte, d'abord verte, passe au jaune brun, en même temps que se produit l'exosmose des gouttelettes brunes d'hypochlorine, qui bientôt cristallisent en longues aiguilles flexueuses.

L'acide chlorhydrique à la dose de 0,1 p. 0/0 agit comme l'acide acétique à 0,2 p. 0/0, c'est-à-dire gonfle les grains verts et les fixe lentement.

Les dissolutions salines concentrées de phosphate acide de potassium, de sulfate de magnésium, de chlorure de sodium, n'altèrent pas la structure; étendues, elles provoquent un gonflement avec dissolution plus ou moins complète de la métaxine; c'est le cas pour la solution de sel marin à 2 ou 4 p. 0/0.

La pepsine et la trypsine digèrent la métaxine et réduisent les grains de chlorophylle à des squelettes homogènes ou fibrillaires, pauvres en substance (42).

VII. — Fusion, altération et mort des grains de chlorophylle.

Dans la très grande majorité des cas, les corps chlorophylliens sont des formations nettement différenciées, bien distinctes du protoplasme qui les entoure, et paraissant même pourvues d'une fine membrane albuminoïde.

1° Il arrive cependant, même dans des cellules dont l'activité physiologique est considérable, que ces mêmes corps

puissent confluer les uns dans les autres et constituer ainsi des masses vertes granuleuses, de la consistance de la gélatine, colorant d'une teinte uniforme presque toute la cellule. Cette fusion des grains de chlorophylle s'observe surtout dans le parenchyme des jeunes tiges ou feuilles et dans les cotylédons en voie de formation ou de germination (fig. 16). Ainsi dans les jeunes plantules de *Cicer arietinum*, les cellules de l'écorce de la tige hypocotylée contiennent, tantôt des grains verts ovales ou arrondis, nettement découpés dans le protoplasme pariétal; tantôt des grains, fusionnés latéralement, mais libres du côté interne, et formant alors une couche verte périphérique mamelonnée; tantôt enfin des grains complètement confluents et constituant dans ce cas une couche verte homogène, imprégnant tout le protoplasme pariétal.

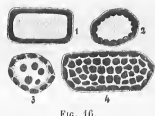


Fig. 16.

Tige hypocotylée du *Pinus pinea*. 1, grains de chlorophylle fusionnés; 2, les mêmes, libres intérieurement; 3, nettement découpés dans le protoplasme; 4, grains de chlorophylle dans le parenchyme des feuilles. Gross. 800.

Les cotylédons du *Pinus pinea* présentent aussi dans leurs cellules une masse gélatineuse verte, paraissant les remplir complètement, et résultant de même de la fusion plus ou moins complète des grains de chlorophylle; la limite de ces derniers reste parfois faiblement distincte (10).

2° Les corps chlorophylliens peuvent non seulement se fusionner, mais s'altérer, plus ou moins, jusqu'à se détruire en totalité. C'est ainsi que la coloration hivernale, plus sombre, des feuilles persistantes des Conifères est due à une modification de la chlorophylle pure, la xanthophylle restant inaltérée. Par l'action combinée du froid et de l'oxygène, la chlorophylle se transforme en une substance brune, probablement de la chlorophyllane, qui disparaît au printemps pour laisser de nouveau place à la teinte verte normale.

D'autres fois, la transformation de la chlorophylle est plus profonde et suivie de la production de pigment rouge ou jaune, superposé à la xanthophylle; les grains de chlorophylle ou chloroleucites passent alors à l'état de chromoleu-

cites. Cette métamorphose, qui est définitive, a lieu dans diverses fleurs (pétales de *Tropæolum majus*, etc.), dans certains fruits (*Solanum pseudocapsicum*, etc.); mais il est à remarquer que le pigment jaune ou rouge n'apparaît que lorsque la chlorophylle a complètement disparu (43). La forme des chromoleucites est fréquemment différente de celle des grains de chlorophylle normaux.

Ailleurs, les grains de chlorophylle perdent simplement leurs deux pigments et se transforment ainsi en leucites incolores. C'est le cas pour ceux que contiennent les cellules épidermiques de la face supérieure des feuilles : la lumière trop vive détruit progressivement leur chlorophylle et leur xanthophylle et laisse plus ou moins intacts les leucites ; l'épiderme de la face inférieure, qui est moins éclairé, conserve ses grains de chlorophylle inaltérés. De même, des organes actuellement verts perdent leur chlorophylle lorsqu'ils sont soustraits à l'action de la lumière (tiges souterraines); les leucites incolores qu'ils contiennent alors ne diffèrent en rien de ceux que présentent normalement les organes qui n'élaborent jamais de chlorophylle, dans les conditions ordinaires de leur végétation (racines terrestres).

Rappelons enfin que dans un grand nombre de graines mûres, la chlorophylle, qui existait durant la phase antérieure du développement, disparaît, mais se reconstitue pendant la germination.

3° Enfin les grains de chlorophylle peuvent subir une destruction complète. Au moment de la chute automnale des feuilles, par exemple, ils se dissolvent en quelque sorte dans le protoplasme des cellules et quittent les feuilles avec lui pour se rendre dans les parties vivaces de la plante (44). Le plus souvent les corps chlorophylliens perdent d'abord leur contour, puis leur substance s'appauvrit au point de les réduire à des squelettes à peine granuleux, incolores ou légèrement teintés de vert, et qui eux-mêmes finissent par devenir indistincts en se fusionnant plus ou moins complètement avec le protoplasme ambiant.

Dans la tige des jeunes plantules, par exemple dans la tige hypocotylée des Haricots, des Lupins, des Pins, on assiste, comme j'ai pu m'en convaincre plusieurs fois, à une destruction de grains de chlorophylle dans des cellules qui demeurent

ultérieurement vivantes. On sait que dans les plantules les premiers grains de chlorophylle se constituent aux dépens des grains d'amidon de germination. Or, tant qu'ils contiennent des traces de leurs grains d'amidon générateurs, leur teinte est d'un vert très intense; dès que ceux-ci ont complètement disparu, ils perdent leur pigment vert et se réduisent à l'état de corpuscules granuleux, qui tantôt subsistent, tantôt se résorbent lentement en perdant d'abord leur contour (fig. 19, *a*). La tige hypocotylée, qui était verte dans le jeune âge, se décolore ainsi plus ou moins complètement. Lorsque des corps chlorophylliens viennent ainsi à disparaître, leurs filaments de chloroplastine diffluent et sont repris par le protoplasme, dont ils ne diffèrent d'ailleurs que faiblement au point de vue chimique

Ajoutons que d'ordinaire, les grains de chlorophylle durent autant que les cellules qui les contiennent.

On peut observer une destruction de corps chlorophylliens d'un autre genre, lorsque des filaments de Spirogyres, de *Spirogyra nitida* par exemple, abandonnés à eux-mêmes, viennent à mourir (45). Les rubans verts spiralés se dissocient en effet en petits amas irréguliers, munis chacun de pyrénoïdes avec leur couronne de granules amylacés; puis ces fragments, absorbant avec force l'eau qui les entoure, se transforment en une large vésicule, limitée par une fine membrane, et contenant encore sur un côté une partie de la substance verte du chloroleucite.

La même formation de vésicules peut avoir lieu aux dépens des grains de chlorophylle : elle correspond toujours à une altération plus ou moins grande de ces derniers.

VIII. — Origine des grains de chlorophylle.

La question de l'origine des grains de chlorophylle est encore très débattue dans la science et il ne paraît pas qu'elle soit près d'être résolue d'une manière satisfaisante.

En 1830, Mulder (46) émit l'opinion qu'un grain de chlorophylle pouvait provenir tout entier de la métamorphose d'un grain d'amidon, avec le seul concours des matières azotées dissoutes de la cellule. Cette manière de voir, à laquelle mes

propres observations m'ont ramené, fut vivement combattue par tous ceux qui s'occupaient de la question, notamment par H. Mohl.

En ce qui concerne les rapports des grains d'amidon avec les grains de chlorophylle, H. Mohl (5) remarque seulement que, dans certains cas, le grain de chlorophylle est antérieur; dans d'autres au contraire, c'est le grain d'amidon qui apparaît d'abord, présente ultérieurement une enveloppe verte et finit par disparaître plus ou moins complètement pour laisser place à un grain de chlorophylle. Bien que fréquemment associés, ces deux éléments lui paraissent complètement indépendants.

A. Gris (47) signale aussi quelques exemples de ce dernier mode de formation des corps chlorophylliens; mais pour lui les grains verts proviennent surtout de la différenciation d'une gelée verte formée autour du noyau et émanée de ce dernier corpuscule. Les travaux de Trécul (17) contiennent de nombreuses et intéressantes observations sur le développement des grains chlorophylliens.

Böhm (7) admet, comme Mulder, la transformation de grains d'amidon en grains de chlorophylle; si, par exemple, on expose à la lumière une pomme de terre coupée en deux moitiés, on observe, d'après cet auteur, la formation de gros corps chlorophylliens aux dépens de l'amidon de réserve, immédiatement au dessous du périderme de cicatrisation formé sur la face sectionnée.

Sachs (6) considère que c'est le protoplasme de la cellule qui se dépose autour des grains d'amidon de réserve de la pomme de terre, puis verdit; mais ce phénomène lui paraît en quelque sorte une anomalie, ne se présentant que dans les organes qui ne sont pas appelés d'ordinaire à verdir; car, pour lui, l'amidon est le résultat de l'activité de la chlorophylle, et, dans le cas précité, c'est plutôt l'amidon qui paraît former le pigment vert.

Haberlandt (48) et Mikosch (49) appellent de nouveau l'attention sur la transformation des grains d'amidon en grains de chlorophylle; de même Stöhr (49 *bis*).

Pendant la germination du *Phaseolus multiflorus*, les grains de chlorophylle des cotylédons se forment, d'après Haberlandt (1877), aux dépens des grains d'amidon transitoires :

ceux-ci s'entourent à cet effet d'une zone verte de nature protoplasmique, qui s'épaissit peu à peu, en même temps que les grains d'amidon se résorbent, si bien qu'à la place du grain d'amidon se trouve bientôt un grain de chlorophylle, susceptible d'assimiler le carbone (fig. 18, *g*).

Mikosch, en 1878, confirme les observations de Haberlandt et montre de plus que les grains d'amidon de réserve de la Lentille peuvent, comme les grains amylacés transitoires de germination, se transformer en grains de chlorophylle, par le même mécanisme que dans le Haricot. Mikosch distingue nettement deux sortes de grains de chlorophylle; les uns, à origine amylacée; les autres, à origine purement protoplasmique, résultant de la différenciation du protoplasma pariétal des cellules. Les cotylédons foliacés, tels que ceux des Lupins, des Pins, peuvent présenter en même temps les deux sortes de grains verts; mais d'ordinaire les grains à origine purement protoplasmique sont localisés dans le tissu en palissade; tandis que ceux à origine amylacée se forment dans les autres cellules du parenchyme.

Je distingue également ces deux sortes de grains de chlorophylle, mais avec cette différence que le substratum des grains de chlorophylle à origine amylacée me paraît formé par le grain d'amidon lui-même qui, à cet effet, ne subit qu'une digestion incomplète, et non par le protoplasme ou par un leucite ; je désigne dès lors ces derniers sous le nom de *chloroamylites*, en réservant le nom de *chloroleucites* aux grains de chlorophylle à origine purement protoplasmique.

D'après Dehnecke (1880, 50), les corps chlorophylliens ne proviennent jamais de la transformation directe d'un grain d'amidon et, de plus, ces derniers naissent toujours dans des leucites. Les jeunes cotylédons du *Phaseolus multiflorus* lui ont présenté, ainsi qu'à Schimper, Meyer, etc., de petits grains de chlorophylle très délicats, qui sont bientôt envahis chacun par un gros grain d'amidon, si bien qu'ils finissent par se réduire à une vésicule à peine distincte du protoplasme ambiant. Tangl (51) partage aussi cet avis. J'ai bien rencontré de pareils leucites verts, très nets, dans les jeunes embryons du Pois (fig. 17); mais il m'a été impossible de les discerner dans le Haricot, et je reste persuadé que les grains d'amidon naissent librement dans le protoplasme, lequel est

uniformément coloré en vert; je n'ai malheureusement pas eu encore le loisir de faire de nouvelles recherches sur ce sujet, contrairement à mon désir.

Pendant la maturation des graines, les chloroleucites se réduiraient par perte d'eau et finiraient, d'après Dehnecke, par ne plus constituer qu'une simple enveloppe aux grains d'amidon ; ceux-ci sont considérés par les auteurs précités comme les produits de l'activité de ces leucites. Puis, dès les premiers jours de la germination, ces enveloppes sont dissociées, digérées et les grains d'amidon se trouvent de ce fait rendus libres dans le protoplasme; en même temps se différencient de petits corpuscules albuminoïdes, surtout nombreux dans les cellules périphériques, et dans chacun desquels se déposent des granules amylacés, constituant un grain d'amidon composé (fig. 18), tandis que les gros grains simples d'amidon de réserve sont lentement digérés. Or, ce sont ces corpuscules (leucites) avec grains d'amidon composés qui verdissent et forment autant de grains de chlorophylle (*g*). Mais les grains de réserve peuvent aussi se convertir, partiellement du moins, en corps chlorophylliens.



Fig. 17.

Une cellule d'un très jeune embryon de *Pisum sativum*, montrant des chloroleucites avec amidon. Gross. 800.

Fig. 18.

Une cellule du parenchyme des cotylédons pendant la germination de la graine. *a*, protoplasme, et aleurone en voie de digestion ; *b*, noyau ; *c*, grains d'amidon transitoire ; *d*, *id.* de réserve ; *g*, transformation d'un grain d'amidon transitoire en un grain de chlorophylle *g*. Gross. 800.

Schimper (52) pense aussi que les leucites peuvent dans certains cas disparaître lorsque les grains d'amidon auxquels ils donnent naissance ont acquis leur taille définitive. Cet auteur cite notamment comme exemple le *Phajus grandifolius*, le *Canna gigantea*, comme deux plantes dans lesquelles les leucites deviennent de moins en moins distincts, se

transforment en une masse gélatineuse et finalement disparaissent plus ou moins complètement.

A. Meyer a au contraire trouvé, dans les parties âgées du rhizome d'Iris, des leucites avec leur forme ordinaire; mais ils sont plus difficiles à mettre en évidence. De même il n'admet pas, contrairement à l'opinion de Dehnecke, que les enveloppes (leucites) des grains d'amidon du Haricot mûr disparaissent pendant la germination; mais qu'au contraire les leucites se reforment simplement par le fait de la dissolution progressive des grains amylacés et verdissent si la germination se fait à la lumière, jaunissent si elle se fait à l'obscurité; mais il ne se constituerait pas de nouveaux leucites au sein même du protoplasme.

Dès 1862, Sachs (6) avait admis que dans le protoplasme pariétal des cellules peuvent se différencier des chloroleucites. Dans la région inférieure jaune d'une écaille d'*Allium cepa*, par exemple, les cellules présentent un revêtement protoplasmique uniformément granuleux; un peu plus haut l'on y voit apparaître des granules plus réfringents, qui, en grandissant, donnent les grains de chlorophylle de la partie verte de la feuille; ces derniers sont nettement découpés et séparés les uns des autres par une zone plasmique incolore.

Meyer, ayant repris l'étude de ce développement, a constaté que, même dans les cellules du méristème basilaire de la feuille, de petits leucites incolores ou jaunâtres sont déjà différenciés au sein du protoplasme et qu'ils n'ont qu'à grandir et à élaborer du pigment vert pour constituer les grains de chlorophylle adultes. De même, dans les cotylédons du Haricot, du Ricin, de la Fève, etc., où le protoplasme pariétal paraît, à un moment donné, se découper en chloroleucites, ceux-ci existeraient déjà, d'après le même auteur, dans la graine mûre, mais peu distincts du protoplasme ambiant, faute de pigment vert.

Godfrin (53) pense néanmoins que dans les cotylédons foliacés et dans quelques cotylédons tuberculeux les grains de chlorophylle naissent par différenciation du protoplasme, à la manière indiquée par Sachs.

Schimper et Meyer ont montré que les méristèmes (*Elodea canadensis*) contiennent déjà des leucites semblables à ceux que présentent les parties adultes de la plante; on rencontre

même de pareilles formations dans les embryons très jeunes, qui ne se composent encore que d'un petit nombre de cellules semblables, par exemple dans le *Linum austriacum*, le Pois, etc. Ces auteurs admettent que tous les grains de chlorophylle indistinctement que renferme une plante proviennent de la division répétée de ceux que renferment les jeunes embryons et par suite l'œuf lui-même; ces derniers, d'après Schimper, seraient issus de la même manière de la plante mère, et les leucites, incolores ou colorés, ne feraient que se continuer dans les diverses générations, sans jamais naître, à proprement parler, dans le protoplasme. En aucun cas, d'après eux, des leucites ne naissent directement par différenciation du protoplasme ou par transformation de grains d'amidon. Il y a cependant, dit Meyer, un moment où des leucites peuvent apparaître directement au sein du protoplasme, savoir, dans l'œuf, si toutefois les cellules constitutives de ce dernier n'en possédaient pas, ou encore si ceux qu'elles contenaient se sont résorbés au moment de la combinaison de ces mêmes cellules.

Des observations précises sur ce point font presque totalement défaut.

Dans les Spirogyres, chaque fois que le cloisonnement cellulaire a lieu, le ruban vert, parfois unique, se divise au préalable en deux moitiés, qui grandissent ensuite en même temps que les cellules qui les contiennent, de sorte que dans une pareille plante, les *chloroleucites se multiplient uniquement par division*. Il en est de même dans d'autres Algues à corps chlorophylliens très étendus (Mésocarpe, etc.). De plus, le ruban vert de l'œuf de la Spirogyre est rattaché à celui que contenaient ses deux gamètes générateurs, puisqu'il provient de leur combinaison; mais il n'en représente pas moins une formation nouvelle, une origine, comme l'œuf lui-même.

Je ne pense pas que la division soit le seul mode de multiplication des leucites; bien au contraire, dans certains cas, la formation de grains de chlorophylle par *différenciation du protoplasme* me semble manifeste. Considérons par exemple le Pois ou le Haricot. Les chloroleucites que présentent déjà les très jeunes embryons de la première de ces deux plantes (fig. 17) me paraissent devoir naître directement au sein du protoplasme des cellules. En effet, à aucun moment du déve-

loppement, ni la paroi ovarienne, ni les ovules dont les oosphères procèdent, ne contiennent de grains de chlorophylle dépourvus d'amidon et il serait curieux que leur division eût donné lieu précisément aux leucites sans amidon que renferment les jeunes embryons et probablement aussi l'œuf; on sait d'ailleurs que les grains de chlorophylle dans lesquels sont inclus des granules amylacés d'une certaine taille — et ceux des ovules en question sont dans ce cas — n'ont plus la faculté de se diviser.

Quoi qu'il en soit, les chloroleucites de l'embryon du Pois ne tardent pas à élaborer de l'amidon; chacun d'eux contient tantôt un, tantôt un petit nombre de granules amylacés. Ceux-ci se développent très rapidement, tandis que la substance des chloroleucites se réduit, devient plus claire. A la maturité de la graine, l'embryon contient de gros grains d'amidon de réserve autour desquels le leucite primitif ne forme plus qu'une mince enveloppe ou même finit par disparaître. En tout cas, ces restes de leucites seront digérés durant les premières phases de la germination, comme le montre bien aussi Dehnecke. Il est donc constant qu'une graine de Pois mûre ne contient pas de leucites libres dans ses cotylédons, mais seulement des enveloppes albuminoïdes, d'ailleurs très réduites, autour de ses grains d'amidon. Comment dès lors les leucites, dans lesquels apparaîtront les petits grains composés d'amidon transitoire (fig. 18, *c*), durant la germination, peuvent-ils se constituer dans ces mêmes cotylédons autrement que par différenciation du protoplasme? Ces leucites, qui verdissent plus tard, sont d'ailleurs tous de même taille, et beaucoup plus petits que les enveloppes des grains simples d'amidon de réserve.

Les choses se passent de la même manière dans le Haricot, le Lupin, la Lentille, etc., non seulement dans les cotylédons, mais dans la tige hypocotylée des jeunes plantules, comme j'ai pu bien des fois m'en rendre compte. En effet, dans l'écorce des jeunes plantules de Lupin blanc, de Haricot d'Espagne, etc., on peut voir naître manifestement, au sein du protoplasme, de petits chloroleucites fusiformes d'un vert foncé (fig. 19), en apparence homogènes, souvent groupés autour du noyau, et toujours parfaitement distincts des grains de chlorophylle déjà existants, lesquels sont sphéri-

ques, beaucoup plus développés, d'un vert plus clair et à substratum granuleux. Il n'y a pas à douter que ce soient bien là deux formations distinctes. Dans le Haricot, ces chloroleucites nouvellement apparus se montrent parfois groupés autour du noyau, si nombreux, si petits, si nettement différenciés du protoplasme voisin que le contraste avec les autres grains de chlorophylle est des plus frappants.

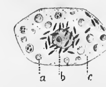


Fig. 19.
Une cellule de la tige du *Phaseolus multiflorus*, après trente jours de germination. *a*, grains de chlorophylle anciennement formés; *b*, grains de chlorophylle actuellement formés; *c*, protoplasme. Gross. 800.

Ainsi, les corps chlorophylliens que renferme une plante adulte ne proviennent pas seulement de la division de ceux que contenait déjà l'œuf dont elle procède : ils peuvent se constituer durant le développement par différenciation directe du protoplasme, notamment pendant les premières semaines de la germination.

— Dans un précédent travail sur l'amidon et la chlorophylle, j'ai cherché à établir que des grains de chlorophylle pouvaient de plus résulter de la transformation de grains d'amidon, nés librement dans le protoplasme des cellules, avec le concours des principes azotés solubles de ces dernières. Je me trouve sur ce point en contradiction avec divers auteurs, et, comme il m'a été jusqu'aujourd'hui impossible, à mon grand regret, d'entreprendre de nouvelles recherches, je serai très bref sur cette question, me réservant de la reprendre ultérieurement.

Étudions par exemple le pistil de nos Légumineuses (fig. 10), au point de vue de la formation des grains de chlorophylle. Dès le très jeune âge de cet organe, des granules amylacés, tous simples, se déposent en abondance dans le protoplasme vert des cellules, et, ni à ce moment, ni aux phases plus précoces du développement du pistil, je n'y ai distingué de leucites : les grains d'amidon naissent librement dans le protoplasme. D'abord ils sont simplement verts, comme ce dernier; puis ils acquièrent une zone verte périphérique distincte, qui s'épaissit lentement aux dépens des grains d'amidon (*a*). La matière amylogène, venue des feuilles de la plante, affluant toujours en grande abondance dans le pistil, les grains d'amidon n'en continuent pas moins à grandir pendant quelque

temps. Mais lorsque le jeune fruit a atteint une longueur d'environ 4 ou 5 centimètres, on n'y observe plus trace d'amidon (*b*). Les cellules sont alors pourvues de nombreux grains de chlorophylle, très nets, finement granuleux et provenant de la métamorphose des grains d'amidon.

A cet effet, ceux-ci subissent une digestion partielle dans toute leur masse : la partie digérée, combinée aux principes azotés dissous de la cellule, sert à l'élaboration du pigment vert; le squelette granuleux restant, l'*amylite*, comme je l'ai appelé, constitue au contraire le substratum du grain de chlorophylle. Il y avait lieu dès lors de distinguer deux sortes de corpuscules chlorophylliens, savoir : 1° les chloroamylites, issus essentiellement de la métamorphose de grains d'amidon, nés eux-mêmes librement dans le protoplasme; 2° les chloroleucites, à substratum protoplasmique, provenant les uns des autres par division, ou naissant par différenciation du protoplasme.

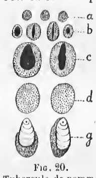


Fig. 20.
Tubercule de pomme de terre verdi. *a*, grains de chlorophylle périphériques, sans amidon; *b*, grains verts des couches plus profondes, résorbant leur grain d'amidon; *c*, gros grains d'amidon de réserve, faisant place à des grains de chlorophylle *d*; *g*, protoplasme verdi, contre un grain d'amidon. Gross. 800.

La pomme de terre en voie de germination à la lumière me paraît aussi être le siège de la formation de chloroamylites. Différents auteurs, notamment Wiesner (54), Mikosch, Dehnecke, Schimper ont étudié le verdissement de cet organe. J'avais indiqué pour cette plante une formation libre d'amidon, mais seulement dans le cas particulier où ce principe ternaire se dépose dans le protoplasme sous forme d'aiguilles très longues et très fines, bien différentes en cela des grains d'amidon arrondis ou ovales, que l'on rencontre d'ordinaire à l'origine. Mais je n'ai jamais nié l'existence de leucites dans la pomme de terre, puisque je les ai figurés, — non pas pour la pomme de terre adulte, à laquelle il ne saurait être fait allusion quand il s'agit d'origine, et où d'ailleurs leur présence à la périphérie est manifeste, — mais aux premières phases même du développement du tubercule.

D'après Schimper (52), les grains d'amidon de la pomme

de terre complètement arrivée à maturité ont une fine enveloppe albuminoïde qui représente le leucite dans lequel chacun d'eux s'est déposé ; le même auteur reconnait toutefois que les leucites peuvent disparaître, lorsque les grains d'amidon auxquels ils ont donné naissance ont acquis une assez grande taille, par exemple dans le *Phajus grandifolius*. Or, pendant les premiers jours de la germination, ces enveloppes très délicates sont digérées, comme les autres principes albuminoïdes de la cellule, pour servir au développement de la jeune plante, et les grains d'amidon deviennent ainsi libres dans la cavité cellulaire. Comme plus tard ils peuvent faire place à de très gros grains de chlorophylle (fig. 20, *cd*), j'en conclus que ces derniers proviennent uniquement de la métamorphose des grains d'amidon et des principes azotés dissous, qui constituent par suite leurs deux éléments générateurs. En d'autres termes, il peut se former dans la pomme de terre des chloroamylites : cela n'empêche pas qu'il y ait eu des leucites.

Outre ces corps chlorophylliens à origine amylacée, la zone périphérique de la pomme de terre contient des leucites qui n'ont pas ou presque pas formé d'amidon et qui par suite ont conservé la taille ordinaire de ces sortes de formations : ces leucites se sont transformés directement en chloroleucites à la lumière (fig. 20, *a*).

Enfin, pour bien montrer que le substratum des corps chlorophylliens peut avoir une origine variée, je rappellerai que le protoplasme lui-même, comme l'a déjà constaté Wiesner (54), peut verdir au voisinage d'un grain d'amidon sur une assez grande étendue, généralement contre le côté du grain qui est exposé à l'action de la lumière. L'amidon est alors en partie résorbé dans cette région pour servir à l'élaboration du pigment vert. Ces masses plasmiques vertes, de forme très diverse, peuvent apparaître à l'une ou à l'autre extrémité du grain d'amidon, aussi bien que sur ses côtés (fig. 20, *g*).

Par ce qui précède, on voit que dans la pomme de terre verdie, la chlorophylle n'a pas moins de trois substratums différents.

Je résumerai de la manière suivante ce qui concerne l'origine et la multiplication des grains de chlorophylle :

1° Tantôt ils se multiplient uniquement par division, et ceux que contient l'œuf des plantes considérées proviennent de la plante mère (Spirogyre, etc.). A proprement parler il n'y a jamais dans ce cas naissance de corps chlorophylliens, mais seulement multiplication.

2° Tantôt les grains de chlorophylle naissent par différenciation du protoplasme, puis se multiplient par division; cette naissance a lieu, d'abord dans l'œuf ou tout au moins dans les jeunes embryons; puis, à une phase plus avancée du développement, par exemple durant la germination des graines; c'est le cas le plus fréquent (Pois, etc.).

3° Tantôt les grains de chlorophylle peuvent résulter de la métamorphose de grains d'amidon (ovaire des Légumineuses, etc.).

4° Enfin il va sans dire qu'en présence de la lumière les leucites incolores peuvent se transformer directement en chloroleucites, en formant successivement de la xanthophylle et de la chlorophylle (*Phajus*), de même que les xantholeucites des plantes étiolées peuvent verdir en produisant simplement de la chlorophylle.

IX. — Croissance et multiplication des corps chlorophylliens.

Les corps chlorophylliens, quelle que soit d'ailleurs leur forme, ont, comme le protoplasme qui les entoure, la propriété de grandir pendant quelque temps, dès qu'ils sont constitués dans la cellule considérée; cette croissance, qui a lieu par interposition de nouvelles molécules dans les intervalles des anciennes, est généralement très limitée, surtout lorsqu'il s'agit de grains de chlorophylle. Ceux-ci atteignent d'ordinaire le double de leur diamètre primitif; leur forme reste arrondie ou ovale, si la cellule qui les contient se développe également dans tous les sens; elle s'allonge au contraire, et c'est le cas général, si la cellule grandit davantage dans une direction donnée. Ainsi, dans le *Sphagnum*, dans le *Metzgeria*, les grains de chlorophylle, d'abord sphériques, deviennent ovales, et le rapport de leurs deux diamètres est alors

égal à 4/1; dans le *Nitella flexilis*, ce même rapport au terme de la croissance est de 8/1; de 20/1, dans le protonéma du *Funaria hygrometrica;* de 60/1 et plus dans les Zygnémées (Spirogyres,...) et les Desmidiées.

Lorsque les corps chlorophylliens cessent de grandir, ils se divisent chacun en deux moitiés : cette division est le mécanisme de leur multiplication.

La division des grains de chlorophylle a été observée pour la première fois par Nägeli (55), en 1846; elle a été étudiée depuis par différents auteurs, notamment Hofmeister, Wiegand, Sachs, Sanio (54 *bis*), Kny (55 *bis*), etc.

Elle peut avoir lieu de deux manières (fig. 21) : tantôt une cloison simultanée apparaît transversalement, puis les deux moitiés se séparent, s'arrondissent et reprennent leur croissance pour se diviser à leur tour de la même manière; tantôt il se produit un étranglement circulaire qui s'avance progressivement de la périphérie au centre et amène la séparation des deux moitiés du grain vert.



Fig. 21.

Grains de chlorophylle avec granules amylacés, se multipliant : *a*, par étranglement progressif; *b*, par division simultanée. Gross. 600.

Mikosch (56) signale dans le parenchyme central de la racine aérienne du *Hartwegia comosa* des grains de chlorophylle en forme de lentille biconvexe à bord circulaire, se divisant les uns par étranglement progressif, les autres par scission simultanée. Dans ce dernier cas, une zone albuminoïde incolore apparaît au milieu de chaque grain, divisant la masse verte en deux moitiés, qui sont progressivement écartées par le développement de la zone incolore; celle-ci disparaît ensuite et les deux nouveaux grains verts sont ainsi complètement séparés.

C'est par des bipartitions répétées, suivies chaque fois de la croissance des deux moitiés, que les grains de chlorophylle contenus en petit nombre dans une jeune plantule, ou même dans l'œuf, arrivent à se multiplier au point de constituer tous ceux que renferme la plante adulte.

Parfois les bipartitions successives sont incomplètes : alors tous les grains qui en résultent restent unis entre eux et constituent des chapelets, de plus en plus allongés par l'effet

des nouvelles divisions; c'est ce qu'on observe par exemple dans le prothalle de *l'Osmunda regalis.*

Il est à remarquer que lorsque les grains de chlorophylle contiennent des granules amylacés d'une certaine taille, ils perdent la propriété de se diviser; le fait se présente dans le fruit du Pois, qui en conséquence contient le même nombre de grains de chlorophylle à l'état adulte que dans le jeune âge.

X. — Influence de la radiation sur la distribution des corps chlorophylliens dans les cellules.

Les corps chlorophylliens sont, on le sait, dépourvus de la faculté de se mouvoir; mais ils peuvent être entraînés passivement par le protoplasme dans lequel ils sont noyés, et amenés ainsi à occuper des positions variées dans la cellule à laquelle ils appartiennent.

Or, les mouvements du protoplasme sont principalement influencés par la radiation : on peut donc dire que c'est le phototactisme de la substance vivante qui est la cause essentielle des déplacements des corps chlorophylliens.

Les changements qu'exerce la radiation sur la position des corps chlorophylliens ont été étudiés par divers observateurs, notamment par Böhm, Famintzin (57), Borodin (58), Prillieux (59), Frank (60) et en dernier lieu par Stahl (61).

Considérons successivement, d'abord une plante qui ne contient dans chaque cellule qu'un large corps chlorophyllien, facile à observer, puis, une autre pourvue de nombreux grains de chlorophylle, toutes deux soumises à l'action d'une radiation unilatérale.

Un filament de *Mesocarpus*, par exemple, est disposé sous le microscope de manière à recevoir la lumière diffuse perpendiculairement à son axe; la plaque verte longitudinale, dirigée suivant l'axe, unique dans chaque cellule (fig. 22) et jusque-là orientée dans un plan quelconque, tourne lentement sur elle-même et s'arrête bientôt dans une position perpendiculaire à la lumière incidente, quelle que soit d'ailleurs la direction de cette dernière; elle se maintient dans la même position lorsqu'on fait tourner de 180 degrés la direc-

tion de la source. Les plaques vertes d'un même filament qui sont semblablement situées au début accomplissent leur révolution sensiblement au bout du même temps; quelques minutes suffisent pendant les jours chauds de l'été.

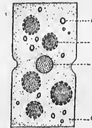


Fig. 22.
Un leucite vert de *Mesocarpus scalaris*, en voie de division. *b*, pyrénoïde avec couronne de grains amylacés; *c*, noyau; *d*, substance verte du chloroleucite; *a*, gouttelettes oléagineuses. Gross. 500. (D'après Schmitz).

Si ensuite on remplace la radiation précédente, qui était horizontale, par les rayons que réfléchit verticalement le miroir du microscope, les plaques chlorophylliennes ne tardent pas à se disposer horizontalement. A l'obscurité, aucun changement ne survient, pendant des heures entières, dans leur orientation, ce qui montre que la pesanteur n'exerce sur elles aucune action directrice.

Dans les Vauchéries, Algues filamenteuses vertes non cloisonnées, la chlorophylle est fixée sur de nombreux grains, situés contre la membrane. Or, la lumière diffuse, dirigée perpendiculairement à l'axe, mais seulement sur la région moyenne du filament considéré, grâce à une fente parallèle à ce dernier, détermine le groupement des grains de chlorophylle sur les parties éclairées, aussi bien sur la face qui est située du côté de la source que sur la face opposée. Les deux bandes vertes ainsi constituées se déplacent avec la radiation et prennent toujours la *position de face*, comme la lame verte du *Mesocarpus*.

De même, si l'on soumet une feuille de *Mnium*, de *Funaria*, à l'action d'une radiation d'intensité moyenne, perpendiculaire à la feuille, les grains de chlorophylle viennent s'accumuler sur les deux faces libres de chaque cellule; les feuilles des plantes précitées ne se composent, on le sait, que d'un seul plan de cellules et se prêtent par suite très bien à l'expérience.

Les mêmes phénomènes se présentent dans des organes verts massifs, par exemple les *Sedum*, *Lemna*, *Elodea*, etc.

On remarque, dans ces différents cas, que si la radiation change de direction, les grains de chlorophylle se déplacent, de façon à toujours garder la position de face par rapport à elle.

Supposons par exemple une feuille de Mnium disposée horizontalement et soumise à une radiation verticale; si cette dernière devient oblique, puis horizontale, les grains de chlorophylle quitteront les faces libres des cellules et se porteront peu à peu sur les faces latérales, de manière à former toujours des zones vertes qui soient directement exposées à la radiation.

On comprend d'après cela pourquoi pendant le jour, les grains de chlorophylle occupent surtout les faces libres, supérieure et inférieure (fig. 23, *a*), tandis que le soir ils vont se grouper sur les faces latérales et y restent durant toute la nuit, pour revenir le matin suivant à leur première position (fig. 23, *b*). La *position diurne* est déterminée par la direction presque perpendiculaire de la radiation solaire; la *position nocturne* par sa direction d'abord oblique, puis horizontale, par rapport à la feuille.

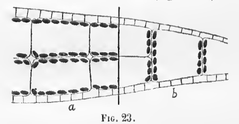


Fig. 23.

Coupe d'une feuille de *Lemna trisulca*. *a*, position de face (pos. diurne) des grains de chlorophylle; *b*, leur position de profil (pos. nocturne) (d'après Stahl).
Fig. Schém. (La lumière qui agit en *a* est d'intensité moyenne; en *b*, elle est très intense ou nulle).

Si maintenant on étudie l'action des variations d'intensité de la radiation sur la répartition des corps chlorophylliens, on trouve que pour une certaine intensité, supérieure à la valeur moyenne dont il a été question précédemment, les corps chlorophylliens prennent une *position de profil* (fig. 23, *b*), au lieu de se disposer de face, comme pour l'intensité moyenne. La lame verte du *Mesocarpus*, par exemple, présentera sa tranche à la radiation très intense; les grains de chlorophylle d'un *Vaucheria*, disposé comme il a été dit plus haut, fuient de même une radiation trop active et vont s'accumuler sur les deux faces du filament opposées à celles où ils se trouvaient pour la radiation d'intensité moyenne; on remarque même qu'au lieu de former deux bandes, ils s'unissent en petits amas verts irréguliers, séparés les uns des autres; de même les grains de chlorophylle des feuilles de *Mnium*, de *Funaria* sont transportés par le protoplasme sur les faces latérales.

Dans la position de face correspondant à une radiation

d'intensité moyenne, l'appareil chlorophyllien est disposé de manière à utiliser le mieux possible la radiation incidente. C'est l'inverse dans la position de profil, qui succède à l'action d'une radiation très intense; les grains de chlorophylle évitent alors l'effet destructeur, exercé par la radiation sur leur substance, lorsqu'elle dépasse une certaine intensité.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE DE LA CHLOROPHYLLE

I. — Influence de la radiation sur la production de la chlorophylle.

Nécessité presque générale de la radiation lumineuse pour le développement de la chlorophylle. — La radiation est indispensable, aussi bien au développement de la xanthophylle que de la chlorophylle. Mais, tandis que la radiation obscure suffit à la production de la xanthophylle, qui communique aux plantes dites étiolées leur teinte jaune, la chlorophylle exige, pour prendre naissance, cette autre partie de la radiation que nous désignons sous le nom de lumière.

Néanmoins, ainsi qu'il résulte des observations de Schmidt (62), Flahault (63), Wiesner, un certain nombre de plantes verdissent, même lorsqu'elles se développent dans la plus complète obscurité. Ainsi des graines de Pin pignon, de Thuya oriental, (et de diverses autres Conifères), mises en germination dans une chambre noire, développent des plantules dont la coloration verte ne le cède en rien, au point de vue de l'intensité, à celle que présentent les plantules qui se sont formées à la lumière. J'ai moi-même observé une faible production de chlorophylle dans l'albumen de ces mêmes graines, lorsqu'il germe isolément à l'obscurité : c'est alors essentiellement aux dépens de grains d'amidon transitoires que se constitue le pigment vert. Certaines plantes bulbeuses se comportent comme les Conifères, au point de vue de la formation du pigment vert ; telles sont l'Oignon, le Safran. Il en est de même des Fougères.

Dans les conditions normales de la végétation, la chlorophylle se développe sous l'influence de la lumière solaire ;

mais les plantes développées à l'obscurité et pourvues de xantholeucites peuvent aussi verdir lorsqu'elles sont soumises à l'action de lumières artificielles, comme l'ont montré divers auteurs, notamment Hervé-Mangon et Prillieux.

Influence de la réfrangibilité des rayons sur la production de la chlorophylle. — L'action des divers éléments de la radiation solaire sur le développement du pigment vert a été étudiée, il y a longtemps déjà, par différents auteurs, notamment par Daubeny (64), Gardner (65), Draper (66) et Guillemin (67), et les résultats de leurs recherches forment encore aujourd'hui la base de nos connaissances sur cette question.

Pour déterminer la part d'influence qui revient aux radiations de diverse réfrangibilité dans le phénomène du verdissement des plantes, on peut procéder de deux manières : soit en exposant des plantes étiolées dans les différentes régions d'un spectre solaire ; soit en les soumettant à l'action de radiations de réfrangibilité connue, obtenues par le passage de la radiation solaire totale au travers de substances qui en absorbent des parties déterminées et jouent ainsi le rôle d'écrans absorbants.

1° *Méthode du spectre.* — On divise le spectre solaire en un certain nombre de compartiments, au moyen d'écrans opaques et on expose dans chacun d'eux une plante étiolée. Dans ces conditions, comme l'ont remarqué Gardner et Draper dès 1844, le verdissement a lieu dans toutes les régions du spectre, mais il acquiert toujours son intensité maximum dans le jaune, tandis que de chaque côté il s'affaiblit jusqu'au rouge d'une part, au violet de l'autre. Gardner avait cru pouvoir conclure de ses expériences que ni les rayons calorifiques, ni les rayons photographiques, n'exercent d'action sur la production de la chlorophylle et que le verdissement était simplement fonction de l'intensité lumineuse.

Guillemin reprit ces recherches et fit agir sur des plantes étiolées, non seulement les radiations lumineuses, mais les radiations infrarouges et ultraviolettes.

Pour étudier l'action des rayons ultraviolets, il fait passer un faisceau de radiations solaires au travers d'un prisme de quartz et reçoit le spectre sur un écran. On sait que le quartz

n'absorbe que très faiblement les rayons ultraviolets. Or les plantules étiolées disposées sur le trajet de ces derniers verdissent; mais l'intensité de la coloration est toujours moindre que dans la partie lumineuse; une feuille étiolée d'Orge, par exemple, acquiert dans l'ultraviolet une teinte verte très visible au bout de six à huit heures. Le verdissement se produit d'ailleurs dans l'ultraviolet sur une étendue à peu près égale à celle de la région lumineuse.

Pour déterminer l'action des radiations caloriques, le même auteur s'est servi d'un prisme de sel gemme, substance très diathermane pour ces rayons : les plantules placées dans l'infrarouge développent aussi de la chlorophylle; le verdissement, qui se produit avec l'intensité maximum dans le jaune, diminue rapidement vers le rouge extrême et s'étend dans l'infrarouge jusqu'à une distance égale à celle qui sépare le rouge du jaune.

Si l'on forme le spectre avec un prisme de flint pesant, presque toutes les radiations infrarouges et ultraviolettes sont absorbées par lui : le verdissement est alors presque limité à la partie lumineuse du spectre.

Il résulte donc de l'ensemble des précédentes recherches que les radiations qui, pour nous, sont les plus lumineuses, et dont la longueur d'onde correspond sensiblement à la moyenne entre celles du rouge et du violet, sont précisément les plus actives dans le phénomène de la production de la chlorophylle; l'action verdissante décroît de chaque côté, mais persiste dans l'infrarouge et dans l'ultraviolet. Il est à remarquer que dans les Conifères et les autres plantes précédemment citées (page 57), le verdissement se produit dans l'infrarouge sur une étendue beaucoup plus grande que pour les plantes ordinaires.

D'après Bert et Regnard, ce sont les radiations rouges, aussi bien celles du spectre solaire que celles d'un spectre électrique, qui jouent le rôle prépondérant dans la production de la chlorophylle (117).

2° *Méthode des écrans absorbants.* — Dans cette méthode, appliquée notamment par Sachs (68) et Wiesner (69), on fait passer la radiation solaire au travers d'écrans qui en absorbent une partie déterminée. Puis on étudie comme précédemment l'action de la radiation transmise sur les plantes étiolées.

Une dissolution de bichromate de potasse, par exemple, constitue un écran qui absorbe le bleu, l'indigo et le violet, laisse passer le rouge, l'orangé, le jaune et une partie du vert. Derrière un pareil écran la production de chlorophylle est très intense.

La solution ammoniacale d'oxyde de cuivre absorbe toute la partie la moins réfrangible du spectre, jusqu'au bleu, et laisse passer le bleu, l'indigo, le violet et l'ultraviolet : les plantules étiolées qui reçoivent cette radiation transmise verdissent encore, mais beaucoup moins que dans le cas précédent.

La solution d'iode dans le sulfure de carbone absorbe toutes les radiations ultraviolettes, lumineuses et même les radiations infrarouges les plus réfrangibles : on comprend que les plantes étiolées ordinaires, situées en arrière d'elles, n'éprouvent aucun changement de coloration et se comportent en somme comme dans une chambre noire; tandis que les Conifères, les Fougères, etc., y développent parfaitement de la chlorophylle.

On peut poursuivre de pareilles recherches avec une solution de violet d'aniline, qui absorbe le vert et le jaune; avec le rouge d'aniline, qui absorbe, outre le vert et le jaune, le bleu et le violet, etc.

Influence d'une radiation intermittente sur la production de la chlorophylle. — Il était intéressant de savoir si l'énergie solaire absorbée par une plante étiolée est immédiatement utilisée pour l'élaboration des principes immédiats d'où résulte la chlorophylle ou si au contraire il s'écoule un certain temps entre ces deux phénomènes. Les expériences de Mikosch et Stöhr (70) ont démontré que c'est la seconde alternative qui est la vraie et qu'en définitive la formation du pigment vert représente une véritable induction photochimique, c'est-à-dire qu'elle succède à l'action radiante, dont elle est la conséquence, au bout d'un temps variable suivant la nature de la plante considérée.

Voici quelle est la marche des expériences. On dispose des plantules étiolées à une certaine distance d'une source constante de radiations, une flamme de gaz, par exemple; puis on note le temps nécessaire à l'apparition de la chloro-

phylle. Pour déterminer ce temps, on étudie le spectre d'une teinture alcoolique, faite avec les plantules : s'il présente la bande d'absorption 1, située dans le rouge, c'est que le pigment vert, dont elle est la raie caractéristique, a commencé à se développer. On a trouvé ainsi que des plantules d'Orge et d'Avoine, placées à 1^m50 d'une flamme valant 6,5 bougies, exigent 5 minutes pour élaborer les premières traces de chlorophylle, tandis qu'elles en sont encore complètement dépourvues au bout de 2,5 minutes.

Si maintenant, par un dispositif convenable, on soumet une de ces plantules étiolées à une action intermittente de la radiation, par exemple en la couvrant et la découvrant alternativement pendant une seconde, on trouve qu'au bout de cinq minutes s'est constituée la même quantité de chlorophylle que dans la plantule exposée d'une manière continue à la radiation pendant le même temps. Or la radiation n'a agi effectivement dans cette expérience que durant deux minutes et demie.

Il résulte de là que, lorsque l'irradiation est continue, ce qui est la condition ordinaire, la moitié de son action est inutile au développement du pigment vert.

La production de chlorophylle, ultérieurement à l'action de la radiation, peut être très simplement mise en évidence de la manière suivante. On éclaire une Balsamine étiolée pendant environ trois quarts d'heure, temps insuffisant pour la production de chlorophylle ; on la place ensuite à l'obscurité : elle ne tarde pas y verdir, comme à la lumière.

Influence de l'intensité de la radiation sur la production de la chlorophylle. — Le verdissement d'une plante étiolée se produit avec plus ou moins de facilité, suivant l'intensité de la radiation qui l'actionne. C'est ainsi que certaines plantes exigent la radiation solaire totale, tandis que d'autres se contentent de la radiation diffuse (ombre) pour développer leur chlorophylle.

Il y a à cet égard deux intensités critiques à considérer : un minimum et un maximum ; de plus, entre ces deux limites extrêmes, un optimum d'intensité. Une étude suivie de la question n'a pas encore été faite.

Un minimum d'intensité, — qu'il s'agisse d'ailleurs de la

radiation du soleil ou de toute autre source radiante, une flamme de gaz par exemple, — est nécessaire à toutes les plantes sans exception pour qu'il y ait un commencement de formation de chlorophylle. Seules, les Conifères (Pin, Thuya) les Fougères, certaines plantes bulbeuses, peuvent se passer de radiations lumineuses et se contentent des radiations calorifiques infrarouges, même les moins réfrangibles parmi celles qu'on peut étaler avec un prisme de sel gemme.

Pour les autres plantes, des radiations lumineuses sont nécessaires; une lumière diffuse très faible, comme celle qui est nécessaire pour lire, permet déjà la formation de la chlorophylle.

A mesure que l'intensité de la radiation augmente, la chlorophylle se développe de mieux en mieux, jusqu'à l'intensité optimum, pour laquelle le verdissement se fait le mieux possible. Une intensité supérieure à l'optimum entrave la formation du pigment vert, et cela de plus en plus jusqu'à l'intensité maximum, à partir de laquelle aucun verdissement n'a plus lieu.

On se rappelle d'ailleurs qu'une radiation très intense détruit la chlorophylle (71), et peut amener les corps chlorophylliens à l'état de leucites complètement incolores. C'est ce qui a lieu notamment dans l'épiderme de la face supérieure des feuilles chez un grand nombre de plantes, par l'effet direct de la radiation solaire; l'épiderme inférieur, au contraire, bien moins vivement impressionné, est presque toujours pourvu de grains de chlorophylle.

Il va sans dire que dans ce dernier cas, comme aussi dans le parenchyme des organes normalement verts, la teinte des corps chlorophylliens ne reste constante que parce que le pigment vert, à chaque instant détruit par la radiation, se régénère dans la même mesure aux dépens des principes ternaires et albuminoïdes contenus dans les cellules.

Influence de la température sur la production de la chlorophylle. — L'influence de la température sur le verdissement a été notamment étudiée par Sachs (6) et Wiesner (69).

Pour la mettre en évidence, on soumet une plante étiolée à l'action d'une source constante de radiations, une flamme

par exemple, en ayant soin d'amener cette dernière à l'optimum d'intensité; puis on observe le verdissement, en maintenant la plante pendant chaque expérience à une température donnée. On trouve ainsi que la formation de la chlorophylle commence à une certaine température, qu'elle cesse d'avoir lieu à partir d'une température plus ou moins élevée et enfin qu'entre ces deux limites se trouve la température la plus favorable de toutes au verdissement. Il y a en d'autres termes un minimum, un optimum et un maximum de température, et ces trois limites sont variables pour les diverses plantes, comme tout à l'heure celles qui concernaient l'intensité de la radiation.

Les expériences de Wiesner ont donné entre autres les résultats suivants :

Plantules.	Limite inférieure.	Optimum.	Limite supérieure.
Hordeum vulgare....	4°-5°	30°	37°-38°
Zea Maïs...........	10°	35°	40°
Raphanus sativus....	10°	35°	45°
Pisum sativum......	4°-5°	35°	40°

Dès lors, pour provoquer dans une plante donnée la formation de chlorophylle la plus active, avec une lumière donnée, il suffit de la soumettre à la fois à l'optimum d'intensité lumineuse et à l'optimum de température.

Influence de la nature de la plante sur la production de la chlorophylle. — Jusqu'ici nous n'avons étudié la formation de la chlorophylle que d'une manière générale, sans envisager quelle est, dans des plantes différentes, l'influence propre exercée par la nature même du végétal sur la vitesse du verdissement.

Pour obtenir des résultats comparables, il faudrait dans de pareilles recherches exposer la plante, comme il vient d'être dit, à l'optimum d'intensité lumineuse et à l'optimum de température; l'optimum n'étant guère connu que pour la température, on a simplement soumis les plantes à l'action d'une radiation déterminée, constante, et à une certaine température, également fixe.

On note le moment où le verdissement de la plante étiolée devient sensible à l'œil nu, ou bien le moment où la teinture

alcoolique présente au spectroscope la bande d'absorption du rouge.

C'est ainsi que Wiesner a trouvé, à la température de 17°, avec une flamme de gaz valant 6,5 bougies, un verdissement visible à l'œil nu : au bout d'une heure dans la *Balsamina hortensis;* de 3 heures, dans le *Raphanus sativus;* de 4 heures et demie, dans l'*Iberis amara;* de 6 heures et demie, dans le *Convolvulus tricolor;* de 9 heures et demie, dans le *Cucurbita Pepo.*

D'autre part, l'examen spectroscopique a montré que la chlorophylle commence à apparaître: au bout de 5 minutes, dans l'*Avena sativa;* de 10 minutes, dans l'*Hordeum vulgare;* de 20 minutes, dans le *Zea Maïs;* de 25 minutes, dans le *Lepidium sativum;* de 35 minutes, dans le *Cucurbita Pepo;* de 45 minutes dans le *Phaseolus vulgaris.*

Bien que les plantes n'aient pas été exposées à l'optimum de température et d'intensité, les résultats précédents font ressortir l'action propre de la plante sur le verdissement.

II. — Absorption des radiations par la chlorophylle.

La chlorophylle possède une propriété fondamentale qui permet à la plante de décomposer l'acide carbonique et d'en assimiler le carbone. Cette propriété consiste en l'absorption de radiations lumineuses de réfrangibilité déterminée, radiations qui représentent l'énergie nécessaire à la dissociation de l'acide carbonique.

Pour étudier l'action absorbante exercée par la chlorophylle sur la radiation solaire, on fait passer cette dernière, soit au travers d'une teinture alcoolique de ce pigment, soit au travers d'une feuille vivante, et on décompose le faisceau émergent par un prisme. On obtient ainsi un spectre, sillonné de bandes noires, qui définissent la réfrangibilité ou, si l'on veut, la longueur d'onde des diverses lumières absorbées par la chlorophylle.

Le spectre d'absorption de la chlorophylle a été décrit pour la première fois par Brewster (72), en 1834; ses caractères ont été précisés et complétés depuis par les travaux de Hagenbach (34), Kraus (24), Pringsheim (73), Reinke (74), Tschirch (14), Chautard (29), etc.

1° Spectre de la dissolution. — Le pigment vert, qui imprègne le substratum albuminoïde des grains de chlorophylle, est, comme l'on sait, formé de deux principes colorants mélangés, savoir, la chlorophylle pure et la xanthophylle.

La chlorophylle pure, en dissolution alcoolique moyennement concentrée, a un spectre d'absorption caractérisé par quatre bandes d'absorption, I, II, III, IV, dont la position et l'intensité relatives ont été précédemment indiquées (page 26); elle exerce en outre une absorption terminale, dans le violet. De toutes ces bandes, la première, comprise entre les raies B et C de Fraunhofer, est considérée généralement comme caractéristique de la chlorophylle pure : on sait maintenant que d'autres pigments, provenant de la transformation de la chlorophylle, peuvent aussi la présenter à la même place, tandis qu'il survient des modifications dans les bandes II, III, IV.

La xanthophylle est caractérisée spectroscopiquement par deux larges bandes d'absorption, V et VI, situées dans la région bleue, plus une absorption terminale, bande VII, dans le violet; mais ces trois bandes noires ne sont bien distinctes qu'avec des dissolutions très étendues; avec une dissolution moyennement concentrée elles confluent en une bande unique, occupant la moitié la plus réfrangible du spectre.

Le spectre d'une teinture de chlorophylle brute, n'étant pas autre chose que le résultat de la superposition des deux spectres précédents, comprendra donc sept bandes d'absorption, dont quatre situées en deçà de la raie F, les trois autres au-delà.

Il va sans dire qu'avec une épaisseur de teinture de plus en plus grande, ces diverses bandes confluent les unes dans les autres et que finalement toute la lumière est absorbée; il en est de même avec une teinture d'épaisseur constante, mais de plus en plus concentrée. On peut d'ailleurs représenter graphiquement la marche de l'absorption des radiations, soit en fonction de l'épaisseur, soit en fonction de la concentration de la dissolution.

Le spectre de la chlorophylle des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires ne présente aucune différence essentielle; les modifications légères qu'on y observe sont dues

simplement aux substances variables qui accompagnent le pigment vert ou aux dissolvants.

2° Spectre des feuilles vivantes. — Si, au lieu d'opérer avec une dissolution de chlorophylle, on fait passer la radiation solaire au travers d'une feuille vivante, le spectre de la lumière transmise présente, pour le nombre des bandes, tous les caractères d'une dissolution de moyenne concentration, c'est-à-dire que les trois bandes V, VI et VII de la moitié la plus réfrangible confluent en une seule, tandis que les bandes I-IV restent parfaitement distinctes. Toutefois, il n'est pas rare que la bande IV manque lorsqu'on n'opère qu'avec une seule feuille et que plusieurs feuilles superposées deviennent nécessaires pour la faire apparaître.

Lorsqu'on fait l'expérience avec sept feuilles superposées, les bandes d'absorption de la chlorophylle et de la xanthophylle confluent toutes en une seule, occupant l'étendue entière du spectre lumineux et correspondant par suite à une dissolution de pigment vert très concentrée.

Le spectre d'une épaisseur moyenne de feuilles comprend donc cinq bandes, et, comme l'ont montré Hagenbach, Kraus, Rauwenhoff et d'autres auteurs, il se distingue du spectre de la dissolution par ce caractère que toutes les bandes sont reculées du côté de l'extrémité rouge du spectre.

Or, on sait, d'après Kundt (75), que, pour de nombreux principes colorants, le déplacement vers le rouge est d'autant plus marqué que l'indice de réfraction du dissolvant est plus grand. Il semble donc rationnel d'admettre que la chlorophylle, au lieu d'être libre dans le substratum albuminoïde des grains verts, se trouve accompagnée d'une substance de fort pouvoir dispersif, peut-être de nature albuminoïde, et de fait le mélange artificiel de chlorophylle et de gélatine est celui qui produit la plus grande déviation des bandes noires vers le rouge. Peut-être le substratum fibrillaire, dans lequel est disséminée la matière verte, suffit-il à expliquer la différence entre le spectre des feuilles et celui des dissolutions.

D'après Vogel (76) et Timiriazeff (77), la chlorophylle solide et la dissolution de ce pigment ont identiquement le même spectre d'absorption; ce n'est donc pas dans l'état d'agréga-

tion moléculaire de la chlorophylle qu'il faut rechercher la cause de cette différence.

Timiriazeff (78) a montré que, pour la faire disparaître, il suffisait d'admettre dans la fente du spectroscope un mélange de lumière ayant traversé la teinture de chlorophylle et de lumière blanche, afin d'imiter ce qui a lieu naturellement lorsque la lumière solaire traverse une feuille vivante : le spectre d'absorption est alors exactement le même dans les deux cas.

Si l'on étudie l'action de plantes vertes très minces, telles que des filaments de *Cladophora* sur un microspectre, on ne distingue, d'après Pringsheim (79), que la bande d'absorption I, située entre les raies B et C, plus l'absorption continue, dans la partie la plus réfrangible. Les bandes II, III et IV ne sont pas visibles, les filaments verts agissant à la manière de solutions de chlorophylle très étendues.

La bande d'absorption I, située pour la chlorophylle pure entre les raies B et C, se trouve reportée dans le jaune sous l'influence de la phycocyanine; dans le vert, sous l'influence de la phycophéine ou de la phycoérythrine. L'absorption dans la moitié la plus réfrangible du spectre est faible pour les Cyanophycées, beaucoup plus intense et s'étendant jusqu'au vert pour les Phéophycées et les Floridées.

III. — Emploi des radiations absorbées par la chlorohylle.

L'énergie solaire emmagasinée par les grains de chlorophylle a un triple effet; elle provoque :

1° La chlorovaporisation ou vaporisation de l'eau par la chlorophylle;

2° La décomposition de l'acide carbonique, suivie elle-même de l'assimilation du carbone;

3° La destruction de la chlorophylle, régénérée normalement, au fur et à mesure qu'elle disparait, par les phénomènes de nutrition dont la cellule est le siège.

I. — Chlorovaporisation.

Lorsqu'une plante verte est exposée à l'action de la radia-

tion solaire directe, ou même simplement à la lumière diffuse, le phénomène de la transpiration, qui est une propriété du protoplasme, se complique d'un second phénomène, la *chlovaporisation*, semblable au précédent par ses effets, mais d'origine chlorophyllienne.

La vaporisation de l'eau par la chlorophylle est une des conséquences de l'absorption des radiations lumineuses par ce pigment; elle est considérablement plus active que la transpiration, dans les mêmes conditions d'éclairement. Ainsi, un plant de Blé, qui transpire 1 centimètre cube d'eau à l'obscurité, en vaporise pendant le même temps $2^{cc}5$ au soleil quand il est étiolé; s'il est vert, il vaporise au soleil pendant cette même durée plus de 100 centimètres cubes d'eau, dus à la fois à la transpiration et à la chlorovaporisation. La transpiration n'intervenant dans ce dernier cas que pour environ $2^{cc}5$, on voit que la vaporisation de l'eau par la chlorophylle est représentée par 100-2,5 ou 97,5 centimètres cubes d'eau.

Différents auteurs, notamment Wiesner (80), Haberlandt (81), ont étudié l'émission de vapeur d'eau par la plante verte dans les conditions les plus variées, par exemple à l'obscurité ou à la lumière; mais on doit à Van Tieghem (82) d'avoir distingué la transpiration, phénomène protoplasmique, de la chlorovaporisation, phénomène photochlorophyllien. Ces deux phénomènes étaient autrefois confondus sous le nom unique de transpiration : leurs effets sont il est vrai de même nature; mais leur origine est toute différente.

Pour mesurer l'intensité de la chlorovaporisation, on détermine, par les méthodes usitées pour l'étude de la transpiration, la quantité totale de vapeur d'eau A émise par une plante verte, soumise pendant un temps donné à l'action de la lumière solaire. On en retranche ensuite la valeur a de la transpiration, qu'on obtient en exposant une plante étiolée, semblable à la précédente, dans les mêmes conditions d'éclairement : la différence représente l'intensité de la chlorovaporisation seule.

Ou bien on supprime l'action chlorophyllienne dans la plante verte exposée à la lumière, en faisant agir sur elle à dose ménagée des vapeurs d'éther ou de chloroforme : la transpiration seule a continuera à s'exercer; on la mesure.

En la retranchant de la quantité totale de vapeur d'eau émise A, on obtient encore la valeur de la chlorovaporisation seule.

Quelle que soit la méthode employée, toujours l'on se rend compte que la transpiration est très faible par rapport à la vaporisation photochlorophyllienne.

Rappelons que, par la méthode du spectre aussi bien que par celle des écrans absorbants, on a déterminé l'action des radiations de différentes réfrangibilités sur la chlorovaporisation. Ce sont les radiations bleues qui, d'après Wiesner, exercent l'action la plus intense; puis viennent les radiations rouges et jaune orangé; en un mot les radiations les plus actives, comme on devait s'y attendre, sont celles qui sont le mieux absorbées par la chlorophylle. Les radiations vertes, pour lesquelles la chlorophylle est transparente, n'agissent que très faiblement.

La chlorovaporisation augmente avec l'intensité de la radiation; elle est, par exemple, beaucoup plus forte à la lumière solaire directe qu'à la lumière diffuse. Elle augmente aussi avec la température et enfin varie avec la nature et l'âge de la plante considérée.

Lorsqu'une plante verte est exposée à la lumière dans une une atmosphère dépourvue d'acide carbonique, la chlorovaporisation est plus intense que dans les conditions normales; en effet, la décomposition de l'acide carbonique n'ayant pas lieu, la partie des radiations absorbées qui d'ordinaire est employée à effectuer ce phénomène chimique sert simplement ici à accroître la quantité d'eau vaporisée par la chlorophylle. Jumelle a déterminé expérimentalement l'accroissement de la chlorovaporisation dans ces conditions (114).

II. — Décomposition de l'acide carbonique.

Historique. — Lorsque les radiations lumineuses précédemment définies sont absorbées par la chlorophylle, la somme d'énergie qu'elles représentent est transformée en un travail chimique, la décomposition de l'acide carbonique.

En effet, pendant le jour, toute plante verte décompose, non seulement l'acide carbonique qu'elle produit en respirant, mais une partie de celui que contient normalement l'at-

mosphère : le carbone résultant de cette dissociation est immédiatement assimilé par la cellule; il constitue pour la plante un aliment essentiel; car c'est l'acide carbonique qui est la source unique du carbone dans les plantes vertes; au contraire, l'oxygène, au moins la partie que la plante ne retient pas pour sa respiration, se dégage librement dans l'atmosphère.

Pour rendre sensible le dégagement d'oxygène, il suffit de renverser sur la cuve à mercure une éprouvette remplie d'eau contenant en dissolution une petite quantité d'acide carbonique, par exemple de l'eau pure avec un peu d'eau de Seltz, après y avoir au préalable introduit un rameau feuillé; le tout étant exposé à la lumière diffuse ou au soleil, on ne tarde pas à voir se dégager des bulles gazeuses qui s'accumulent au sommet de l'éprouvette.

Au bout de quelque temps, on analyse le gaz et on le trouve composé d'oxygène; il suffit d'ailleurs d'en approcher une allumette présentant un point en ignition pour la voir se rallumer.

C'est aux travaux de Priestley, d'Ingenhousz, de Senebier et de Saussure, que l'on doit la mise en lumière de ce phénomène biologique fondamental. Il est singulier que la science n'ait pour ainsi dire pas fait de progrès depuis un siècle, relativement à la connaissance des actions chimiques dont les corps chlorophylliens sont le siège (116).

Déjà en 1674, Malpighi (84), dans sa Phytotomie, exprime l'idée que les principes bruts absorbés par les racines sont élaborés dans les feuilles, de manière à pouvoir servir d'aliment à la plante; il remarque que les deux premières feuilles de la plante, les cotylédons, exercent un rôle nutritif considérable et sont nécessaires à la croissance de la plantule.

Hales (85), en 1727, admet aussi que la plante ne tire pas seulement de la terre les matériaux indispensables à sa vie, mais de l'atmosphère; toutefois il considère les feuilles comme des organes essentiellement consacrés au phénode la transpiration, et son opinion prévalut pendant longtemps dans la science, contrairement à l'idée de Malpighi, et aussi malgré l'opposition de divers auteurs contemporains.

En 1754, Bonnet (86) fit cette observation intéressante que les feuilles vertes plongées dans l'eau et exposées au soleil

laissent dégager des bulles gazeuses; mais qu'aucun dégagement n'a lieu lorsque l'eau a été préalablement soumise à l'ébullition. Toutefois, il ne reconnut pas l'origine interne de ces bulles : il les attribua simplement à l'air resté adhérent à la surface de la feuille et qui se dégage par l'élévation de température.

C'est Priestley (87) qui paraît avoir le premier reconnu, en 1779, la nature du gaz dégagé par les plantes vertes à la lumière. En abandonnant à elle-même, dit-il, de l'eau de source, il se forme bientôt un dépôt gélatineux vert qui donne naissance à de nombreuses bulles d'air déphlogistiqué, c'est-à-dire d'oxygène. Malheureusement Scheele émit alors l'opinion que loin de purifier l'atmosphère, comme le pensait Priestley, les plantes ne faisaient que la souiller. constatant ainsi simplement les effets du phénomène respiratoire. Priestley, ébranlé dans ses convictions, admit que tantôt la végétation améliore, tantôt elle nuit à l'atmosphère; mais il lui était impossible de donner aucune explication du phénomène.

Ingenhousz (88) paraît avoir fait le premier la découverte de la décomposition de l'acide carbonique par les plantes vertes. Il serait cependant injuste de ne pas associer Senebier (89) dans une large mesure à sa mémoire. En effet, si les écrits d'Ingenhousz contiennent dès 1779 la notion du phénomène chlorophyllien fondamental, ce n'est guère qu'en 1796, dans son travail sur la nutrition des plantes, qu'il a été nettement exprimé, alors que Senebier parle formellement de la décomposition de l'acide carbonique par les plantes dans ses recherches sur l'action de la lumière dans la végétation, datées de 1788.

Dès 1779, Ingenhousz avait expliqué la divergence d'opinion entre Priestley et Scheele; les plantes, en effet, ne changent l'air atmosphérique absorbé en air déphlogistiqué (oxygène), plus apte à entretenir la vie des animaux, que sous l'influence de la lumière du soleil; à l'obscurité, au contraire, elles ne dégagent que de l'air impur, c'est-à-dire de l'acide carbonique. Il avait observé que les racines, les fleurs et les fruits ne produisent jamais d'air déphlogistiqué, mais seulement de l'air impur, à la lumière comme à l'obscurité.

Les belles découvertes de Lavoisier sur la composition de

l'eau, de l'air et de l'acide carbonique donnèrent plus de clarté aux idées d'Ingenhousz; car il est à remarquer qu'il ne parle pas expressément de décomposition d'acide carbonique dans ses premiers travaux.

Ce n'est que dans son mémoire sur la nutrition des plantes en 1796 qu'il s'exprime en substance de la manière suivante : il paraît plus que probable que les plantes vertes tirent leur aliment principal de la décomposition de l'acide carbonique de l'air; que, bien que les racines lui fournissent une bonne part des principes nutritifs, c'est dans les feuilles que s'accomplissent les phénomènes les plus importants de la nutrition. L'acide carbonique lui apparaît comme la source unique du carbone des plantes vertes.

Senebier, dès 1788, parle de la décomposition de l'acide carbonique par les plantes vertes et donne à cette notion plus de précision qu'elle n'en avait eu avant lui. Il montre que l'oxygène dégagé par la plante en présence de la lumière est le résultat de l'activité même de la feuille et ne provient jamais, comme le croyait Bonnet, de la surface. En effet, en analysant eudiométriquement l'air qui reste adhérent à la surface des feuilles submergées, il établit que sa composition est toujours voisine de celle de l'air atmosphérique, à l'inverse des bulles gazeuses qui sont beaucoup plus pures, plus riches en oxygène, de sorte qu'il ne saurait être question d'identité.

Senebier a institué de nombreuses et importantes expériences dans le but d'établir la composition des gaz dégagés par les plantes, pourvues ou non de chlorophylle, en présence de la lumière : les racines, les feuilles florales et surtout les fruits augmentent la proportion d'acide carbonique dans l'air qui les environne ; seuls les organes verts sont susceptibles de dégager de l'oxygène. Dans ses Mémoires, il établit que la radiation solaire n'agit pas comme agent calorifique, mais comme agent lumineux pour provoquer ce dernier phénomène. Les feuilles sont bien pour lui les principaux organes de nutrition de la plante. Senebier n'était pas seulement un remarquable observateur et un habile expérimentateur; sa nature poétique lui faisait aimer les plantes autant pour la beauté de leurs formes que pour leur utilité et pour l'agrément qu'elles lui procurent.

De Saussure (90), en 1804, met en évidence la nécessité de l'acide carbonique gazeux pour la croissance des plantes vertes : de pareilles plantes, placées dans des récipients contenant une atmosphère dépourvue d'acide carbonique, peuvent encore vivre et grandir pendant quelque temps, grâce à l'acide carbonique qu'elles produisent à chaque instant par leur respiration ; mais si l'on place dans ces récipients de la potasse ou de la chaux, qui absorbe l'acide carbonique au fur et à mesure qu'il se produit, les plantes périssent. L'oxygène ne leur est pas moins nécessaire que l'acide carbonique ; car elles meurent aussi dans un mélange d'azote et d'acide carbonique.

De Saussure inaugura les recherches quantitatives par des méthodes encore employées aujourd'hui. Il établit notamment le rapport entre l'acide carbonique absorbé par une plante verte et l'oxygène dégagé pendant le même temps ; nous reviendrons plus loin sur ce point.

Les éléments d'une théorie de l'assimilation du carbone se trouvaient acquis, grâce aux remarquables travaux d'Ingenhousz, de Senebier et de Saussure. Aucun d'eux n'a été amené à les coordonner en un tout rationnel ; et, malgré les travaux de Sprengel (1812), de Candolle (1833), Treviranus (1835), Meyen (1837), Schleiden (1842), Dutrochet (1837), etc., il faut arriver jusqu'en 1862 pour trouver, dans les travaux de Sachs (6), une théorie de l'action chlorophyllienne. Sachs montre en effet que l'assimilation du carbone n'a lieu que dans les organes verts, en présence de la lumière solaire, et qu'elle se traduit par la formation de granules amylacés au sein même des corps chlorophylliens (fig. 2) ; mais ces grains d'amidon constituent simplement le premier produit visible de l'assimilation qui s'opère dans ces derniers. Les travaux ultérieurs sur les fonctions chlorophylliennes trouveront leur place dans les différents paragraphes qui vont suivre.

Rapport entre le volume de l'oxygène dégagé et le volume de l'acide carbonique absorbé. — Toute plante verte absorbe, pendant le jour, un certain volume d'acide carbonique qu'elle décompose en carbone et en oxygène ; elle dissocie de même l'acide carbonique qu'elle produit à chaque instant par le fait de sa respiration. D'autre

part, elle dégage un certain volume d'oxygène; mais ce n'est pas le volume intégralement formé dans ses organes verts qu'elle émet, puisqu'elle en consomme à chaque instant une partie pour sa respiration.

Le rapport entre le volume d'oxygène dégagé par une plante et celui de l'acide carbonique qu'elle absorbe pendant le même temps, — abstraction faite par conséquent du phénomène respiratoire — a été déterminé expérimentalement par plusieurs auteurs, notamment de Saussure et surtout Boussingault.

De Saussure (90) plaçait des plantes dans une atmosphère limitée d'air pur et faisait l'analyse des gaz au bout d'un certain temps d'exposition à la lumière: l'acide carbonique avait disparu et de l'oxygène s'était dégagé. Dans ses expériences, le volume d'oxygène émis était toujours moindre que celui de l'acide carbonique absorbé, preuve, disait de Saussure, que non seulement le carbone, mais une partie de l'oxygène de l'acide carbonique sont retenus par la plante.

Les expériences de Boussingault (91) ont montré que les résultats obtenus par de Saussure ne sont pas les plus fréquents; bien plus, le rapport $\frac{O}{CO^2}$ des gaz échangés peut être, tantôt plus grand, tantôt égal, tantôt plus petit que l'unité.

Boussingault détermine également le volume de l'acide carbonique décomposé et celui de l'oxygène mis en liberté à la lumière, en analysant une atmosphère limitée, après y avoir fait séjourner un organe vert, une feuille par exemple, pendant un certain temps.

Ces deux volumes sont égaux ou du moins ne diffèrent que d'une faible quantité; le rapport $\frac{O}{CO^2}$ est, en d'autres termes, égal ou très voisin de l'unité. Dans 13 expériences, faites sur des plantes très diverses, l'auteur a trouvé des volumes égaux des deux gaz; dans 15 autres, un volume d'oxygène un peu supérieur à celui de l'acide carbonique; dans 14 autres enfin, un volume d'acide carbonique supérieur à celui de l'oxygène. On a ainsi successivement : $\frac{O}{CO^2} = 1$; $\frac{O}{CO^2} > 1$ et $\frac{O}{CO^2} < 1$. Tout se passe donc, dans le premier cas, comme si l'oxygène de l'acide carbonique décomposé se dégageait intégralement; tandis que dans le second cas une partie de l'oxygène émis a une autre source que l'acide carbonique absorbé

et provient peut-être d'une certaine quantité d'eau; dans le troisième, enfin, l'oxygène de l'acide carbonique ne se dégage que partiellement.

Contrairement à l'opinion de Saussure, la quantité d'azote de l'air ne change pas, d'après Boussingault, par l'effet des plantes vertes sur l'atmosphère.

Rapport entre le volume total de l'oxygène formé et le volume total de l'acide carbonique décomposé. — Toutes les mesures dont il vient d'être question, il ne faut pas le perdre de vue, se rapportent à l'ensemble des échanges gazeux qui se produisent entre la plante verte et l'atmosphère, à la lumière, c'est-à-dire à la résultante du phénomène chlorophyllien et du phénomène respiratoire.

Si, à la quantité O du rapport résultant $\frac{O}{CO^2}$, on ajoute la quantité *o* d'oxygène consommée par la plante et provenant aussi de l'action chlorophyllienne; si, d'autre part, on ajoute à CO^2 la quantité co^2 d'acide carbonique, formée par la plante et décomposée ensuite par la chlorophylle, le rapport $\frac{O + o}{CO^2 + co^2}$ ainsi établi représentera l'action chlorophyllienne seule.

On doit à Bonnier et Mangin (92) un travail relatif à l'action chlorophyllienne considérée indépendamment de l'action respiratoire.

Il est remarquable que les éléments d'une méthode de séparation de ces deux phénomènes se trouvent déjà dans les recherches de Saussure sur la végétation. Des plants de Pois comparables étaient placés par lui, les uns dans un récipient simplement rempli d'air, les autres dans un second récipient contenant en outre de la chaux. Le tout étant exposé pendant un certain temps au soleil, de Saussure constata que la chaux avait absorbé de l'acide carbonique, ce qui montre que les plantes vertes en produisent même à la lumière; de plus, l'atmosphère de ce même récipient à chaux ne contenait plus que 16 0/0 d'oxygène, au lieu de 21 0/0 : il y avait donc eu en même temps absorption d'oxygène. Le phénomène respiratoire des plantes vertes soumises à l'action de la lumière était ainsi mis en évidence. Dans le premier récipient, l'air n'était pas sensiblement modifié, à cause de l'effet inverse de l'action chlorophyllienne et de l'action respiratoire.

En 1850, Garreau (93) reprit les expériences de Saussure et montra que par la baryte on peut soustraire à une plante verte éclairée une partie de l'acide carbonique résultant de sa respiration, avant que l'action chlorophyllienne ne s'en soit emparée pour le décomposer : la baryte se couvre, en effet, d'une pellicule de carbonate.

Claude Bernard (94) s'est servi des anesthésiques, à dose ménagée, pour séparer la respiration de l'action chlorophyllienne. Il place des plantes aquatiques, par exemple des Potamogeton, dans une cloche tubulée, remplie d'eau chargée d'acide carbonique et recueille les gaz dans une éprouvette, placée sur la tubulure de la cloche. Dans un deuxième appareil, il dispose à côté des plantes une éponge imprégnée de chloroforme. En plaçant le tout à la lumière, il se dégage de l'oxygène presque pur et en assez grande quantité dans l'éprouvette de la première cloche, au contraire de l'acide carbonique dans celle de la seconde. De plus, en lavant les plantes chloroformées à l'eau pure, elles redeviennent aptes à dégager de l'oxygène. Le chloroforme a donc la propriété de suspendre l'action chlorophyllienne sans nuire à la respiration.

Bonnier et Mangin ont donné aux expériences de Saussure, de Garreau et de Claude Bernard une forme telle qu'elle permette de mesurer les quantités d'oxygène et d'acide carbonique mises en jeu par l'action chlorophyllienne seule.

1° Prenons par exemple la *méthode des anesthésiques*. Les deux auteurs précités ont établi d'abord que la présence d'une dose convenable de chloroforme ou d'éther ne modifie pas sensiblement l'échange gazeux respiratoire d'une plante verte. Ainsi, pour le Genêt, le rapport respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est égal à 0,88 dans l'air sans éther, et à 0,87 dans l'air avec éther.

Ceci étant donné, on place deux lots de plantes de même poids à l'obscurité, dans des récipients de même capacité, contenant, l'un de l'air éthéré, l'autre de l'air pur. On fait une prise de gaz dans chacun d'eux et on analyse l'air, en se débarrassant au préalable de l'éther par l'acide sulfurique, pour s'assurer que la respiration est bien la même de part et d'autre.

On expose ensuite les deux récipients à la lumière ; on pro-

cède à une nouvelle analyse. La différence entre les quantités d'acide carbonique des deux appareils représente l'acide absorbé; la différence entre les quantités d'oxygène correspond à l'oxygène dégagé; le rapport $\frac{O}{CO^2}$ indique par suite l'action chlorophyllienne seule.

2° Les mêmes auteurs ont contrôlé ces résultats par d'autres méthodes, notamment par *l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière*. Etant donné que, chez les plantes sans chlorophylle, la nature du phénomène respiratoire n'est pas influencée par l'éclairement, puisque le rapport des gaz échangés reste le même, et que seule l'intensité du phénomène se trouve affaiblie quand les plantes passent de l'obscurité dans un milieu éclairé, ils admettent que les choses se passent de la même manière pour les plantes vertes.

Les plantes vertes sont mises d'abord à l'obscurité; puis, pendant le même temps, à la lumière. On analyse le gaz à la fin de chaque période, et on obtient ainsi, dans le premier cas, le rapport respiratoire $\frac{CO^2}{O}$, dans le second cas, le rapport $\frac{O}{CO^2}$, résultante de l'action chlorophyllienne et de l'action respiratoire. Supposons que l'affaiblissement du phénomène respiratoire à la lumière, par rapport à ce qu'il est à l'obscurité, soit compris entre les valeurs extrêmes de 1/3 et 1/20, qui correspondent aux plantes sans chlorophylle. Les plantes vertes auront absorbé à la lumière des quantités d'oxygène comprises entre $\frac{2}{3}O$ et $\frac{19}{20}O$ et elles auront dégagé des quantités d'acide carbonique comprises entre $\frac{2}{3}CO^2$ et $\frac{19}{20}CO^2$. Par suite le rapport des gaz échangés par l'action chlorophyllienne seule sera compris entre les deux valeurs extrêmes *a* et *b* suivantes :

$$a = \frac{O + \frac{19}{20}O}{CO^2 + \frac{19}{20}CO^2} \qquad b = \frac{O + \frac{2}{3}O}{CO^2 + \frac{2}{3}CO^2}$$

Pour le Genêt, par exemple, le rapport est compris entre 1,12 et 1,26; pour le Pin sylvestre, entre 1,10 et 1,30; pour le Fusain du Japon, entre 1,10 et 1,25.

3° On peut encore opérer par la *méthode de la baryte*.

Deux récipients identiques renferment un poids égal de branches feuillées aussi semblables que possible; l'un d'eux contient une solution concentrée de baryte; l'autre un égal volume d'eau pure. On expose le tout à la lumière solaire ou

diffuse; puis on verse dans le premier récipient un peu d'acide chlorhydrique, qui décompose le carbonate formé et provoque le dégagement de l'acide carbonique, issu de la plante. On analyse ensuite l'atmosphère des deux récipients.

La différence entre les quantités d'oxygène de l'un et de l'autre gaz représente l'oxygène qui s'est dégagé en plus dans le récipient sans baryte ; la différence entre les quantités d'acide carbonique représente celle qui a été fixée par la baryte, puis restituée par l'action de l'acide chlorhydrique, et qui par suite a échappé à la décomposition. Le rapport $\frac{O}{CO^2}$ représente donc la valeur de l'action chlorophyllienne seule.

On remarquera que le rapport $\frac{O}{CO^2}$ de l'action chlorophyllienne seule est généralement un peu supérieur à l'unité, tandis que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ de la respiration est souvent inférieur à l'unité.

Cela explique pourquoi le rapport $\frac{O}{CO^2}$, de Boussingault, qui exprime la résultante du phénomène chlorophyllien et du phénomène respiratoire, se trouve être d'ordinaire très voisin de l'unité.

Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'intensité de la décomposition de l'acide carbonique. — Pour mesurer ou tout au moins mettre en évidence l'action décomposante des radiations de différente réfrangibilité, on peut employer trois méthodes, savoir : 1° la méthode du spectre; 2° la méthode du microspectre avec bactéries; 3° la méthode des écrans.

1° *Méthode du spectre ordinaire.* — On forme avec la lumière solaire un spectre pur, en faisant passer un faisceau lumineux par une fente suffisamment étroite, puis au travers d'un prisme. La pureté du spectre est attestée par la netteté des raies de Fraunhofer.

Si la fente est trop large, le spectre s'étale davantage et son éclat devient plus considérable; la bande I de la chlorophylle apparait alors diffuse et peut même s'effacer; mais le spectre ainsi constitué est impur, à cause de l'empiètement des différents rayons les uns sur les autres. Dans le jaune, par exemple, il y aura du rouge; car, si on interpose sur le trajet de cette lumière un verre rouge, la place du jaune

dans le spectre restera rouge, ce qui n'arriverait pas avec un spectre pur. Le diamètre des fentes employées par les différents auteurs étant très variable, on comprend qu'il y ait là une cause sérieuse de divergence dans leurs résultats.

Dans le spectre convenablement établi, Timiriazeff (95) place une rangée d'éprouvettes renversées sur le mercure et séparées les unes des autres par des écrans. Chaque éprouvette contient de l'air atmosphérique mélangé de cinq centièmes d'acide carbonique, ainsi qu'un fragment de feuille de Bambou de 10 centimètres carrés de surface.

On laisse les divers rayons lumineux agir pendant quelques heures; puis on procède à l'analyse des gaz dans chaque éprouvette et on note la quantité d'acide carbonique disparue et la quantité d'oxygène formée.

En traçant sur les différentes couleurs spectrales des ordonnées proportionnelles aux quantités d'acide carbonique décomposées, puis joignant les sommets des ordonnées, on obtient la courbe représentative de l'action décomposante des radiations de diverse réfrangibilité.

On voit alors que le maximum de la décomposition coïncide avec la bande d'absorption I de la chlorophylle; du côté du rouge extrême, l'intensité de la décomposition diminue très rapidement et s'annule complètement dans cette couleur spectrale; du côté opposé, elle diminue peu à peu jusqu'au vert, où elle est très faible. Dans la moitié la plus réfrangible du spectre, on n'observe avec cette méthode qu'une décomposition de l'acide carbonique très faible, sinon nulle; cela tient, d'une part, à la grande dispersion des rayons dans cette région spectrale; d'autre part, à l'action très intense exercée par les rayons bleus et violets sur la respiration, qui y acquiert une valeur telle qu'elle contrebalance plus ou moins complètement l'action chlorophyllienne.

Il résulte donc des précédentes expériences que le maximum de la décomposition correspond au maximum de l'absorption lumineuse. Si d'autre part on étudie la distribution de la chaleur dans un spectre normal, où la dispersion soit la même dans toutes les parties, on reconnaît, comme l'ont montré Langley, Abney, Lundquist et Mouton, que l'intensité calorifique maximum se trouve précisément dans le rouge, entre les raies B et C de Fraunhofer, et que de chaque côté

elle diminue, mais beaucoup plus rapidement du côté du violet que de l'infrarouge. Ainsi, d'après Abney, la position du maximum d'énergie calorifique correspond à la longueur d'onde $\lambda = 0^{mm},000666$, et le milieu de la bande d'absorption I de la chlorophylle, d'après Timiriazeff, à $\lambda = 0^{mm},000664$: il y a donc coïncidence. Les radiations correspondant aux autres bandes d'absorption, depuis II jusqu'à VII, ont une énergie calorifique de plus en plus faible et sont plus faiblement absorbées par la chlorophylle que les précédentes : aussi l'action décomposante y est-elle beaucoup moins sensible.

En somme, la chlorophylle absorbe surtout les radiations calorifiques les plus intenses, c'est-à-dire celles dont l'amplitude d'oscillation est la plus grande; l'ensemble des radiations absorbées représente une somme d'énergie, qui, communiquée aux molécules de l'acide carbonique, effectuera leur dissociation en carbone et en oxygène; on sait d'ailleurs que le phénomène de la décomposition de l'acide carbonique ne s'effectue qu'aux dépens d'une très grande quantité de chaleur. L'énergie calorifique est donc simplement transformée en énergie chimique par l'intermédiaire de la chlorophylle.

Reinke fixe, comme Timiriazeff, le maximum de la décomposition de l'acide carbonique dans le rouge (96), précisément dans le rouge extrême. Il place une plante dans une certaine région d'un spectre pur, puis élargit la fente, jusqu'à lui donner un centimètre, la plante restant en place. Le spectre devient ainsi plus lumineux: mais il faut aussi remarquer qu'il se déplace notablement par l'effet de l'élargissement de la fente. De plus Reinke juge de l'intensité de la décomposition par le seul nombre des bulles gazeuses dégagées. Il est donc surprenant que, dans ces conditions, les résultats de cet auteur concordent avec ceux de Timiriazeff.

Les expériences de Pfeffer (97), qui datent de 1872, et qui ont été faites également par la méthode du spectre, avaient amené cet auteur à des résultats différents de ceux que nous venons d'indiquer. Pfeffer opérait avec des plantes aquatiques (*Elodea*) et mesurait l'intensité de la décomposition selon la méthode de Sachs, par le nombre de bulles d'oxygène émises pendant un temps donné. Ce procédé de dosage, repris par Reinke, ne saurait être très rigoureux; car les di-

verses bulles dégagées ne sont pas semblables. L'auteur a ainsi trouvé que le maximum de la décomposition correspond aux radiations jaunes, c'est-à-dire les plus lumineuses, et que la courbe de la décomposition de l'acide carbonique est analogue, quoique non identique, à la courbe des intensités lumineuses. Le maximum des deux courbes se trouvait en tout cas au même point. En cela Pfeffer était d'accord avec Draper, qui le premier avait étudié l'action décomposante des diverses radiations. Mais il faut bien remarquer que la fente qui donnait passage à la lumière solaire avait trois millimètres de largeur et que dans ces conditions les différentes couleurs spectrales empiètent les unes sur les autres, que le jaune notamment renferme des radiations rouges (v. page 78). Il n'est donc pas étonnant que le maximum de la décomposition se soit trouvé reporté dans le jaune.

A l'époque où parut le travail de Pfeffer, Lommel (98) entreprit des recherches sur cette même question du pouvoir assimilateur propre des différents rayons et, partant avec raison de ce principe que seules les radiations absorbées sont chimiquement actives, en arriva à cette conclusion que les rayons rouges compris entre B et C sont ceux qui exercent l'effet le plus intense, grâce à leur grande énergie calorifique. Muller (99) exprima la même opinion. Mais ces résultats passèrent en quelque sorte inaperçus : ils ont été confirmés par le travail analysé plus haut.

Timiriazeff a obtenu, avec l'*Elodea*, le maximum de dégagement de bulles dans le rouge, non comme Pfeffer dans le jaune.

2° *Méthode du microspectre avec Bactéries.* — La méthode du macrospectre, dont il vient d'être question, est impuissante à donner la mesure des quantités d'acide carbonique décomposées dans la partie la plus réfrangible du spectre par l'action chlorophyllienne ; nous avons dit précédemment pourquoi (page 79). La méthode du microspectre, due à Engelmann (100), permet de les mettre en évidence. On sait que diverses Bactéries mobiles, agents ordinaires de la putréfaction, notamment le *Bacterium termo*, sont très avides d'oxygène. Si on les examine dans une goutte du liquide où elles se développent, préalablement recouverte d'une lamelle de verre, on les voit s'accumuler contre les bords de cette der-

nière, ainsi qu'autour des bulles d'air qui peuvent rester emprisonnées dans le liquide. Bientôt leurs mouvements cessent, faute d'air, d'abord autour des bulles gazeuses, puis sur le bord de la lamelle, où les Bactéries, accourues de toutes parts, forment une couche épaisse et serrée, qui ne laisse plus passer qu'une quantité insuffisante d'oxygène.

Si donc on place des cellules vertes dans la goutte où pullulent les Bactéries, par exemple des Euglènes, des fragments d'Algues filamenteuses, etc., les Bactéries viendront s'amasser autour d'elles, pour puiser l'oxygène issu de la décomposition de l'acide carbonique. Mais les mouvements cesseront dès qu'on supprimera l'éclairement.

Lorsqu'on emploie une Spirogyre, c'est seulement autour des chloroleucites spiralés que s'accumulent les Bactéries; avec un Mésocarpe, seulement le long du bord de la plaque chlorophyllienne; d'où il résulte que les corps chlorophylliens sont seuls le siège du dégagement d'oxygène.

Pour savoir maintenant comment varie l'intensité du dégagement d'oxygène avec la réfrangibilité des radiations, on dispose un filament de Conferve (d'une manière générale, une plante dans laquelle la répartition de la chlorophylle soit aussi homogène que possible) sur le porte-objet du microscospe et on projette sur lui un spectre solaire microscopique aussi pur que possible. A cet effet, la lumière réfléchie par le miroir du microscope vers l'objet traverse une fente très étroite, dont on peut régler à volonté le diamètre et la longueur, puis se réfracte dans un petit prisme. Le spectre émergent tombe ensuite sur le porte-objet et par conséquent sur le filament vert, qui est disposé dans le sens même du spectre. On a introduit des Bactéries, convenablement choisies, dans la goutte d'eau qui contient le filament vert.

A l'obscurité les Bactéries sont au repos. Si on éclaire peu à peu, les mouvements commencent à apparaître d'abord dans le rouge, entre les raies B et C de Fraunhofer, précisément à l'endroit de la bande d'absorption 1 de la chlorophylle. Avec une intensité lumineuse croissante, les mouvements s'étendent de chaque côté, d'une part jusqu'au commencement du rouge, de l'autre jusqu'au vert où ils sont très faibles; puis ils reprennent jusqu'au violet. Mais il y a deux maximums d'accumulation de Bactéries : l'un dans le

rouge, toujours beaucoup plus intense; l'autre dans la région bleue vers la raie F. Si on laisse les diverses radiations agir pendant quelques minutes, le groupement des Bactéries est terminé; alors l'épaisseur de la couche de Bactéries en chaque point du spectre donne la mesure de l'intensité du dégagement d'oxygène, c'est-à-dire de l'action chlorophyllienne. Dans la région la plus réfrangible, les Bactéries occupent, il est vrai, une épaisseur moindre que dans la région rouge, mais elles s'y étendent sur une plus grande surface.

Si, au lieu d'opérer avec un spectre ordinaire, où la dispersion est plus grande pour les rayons de grande réfrangibilité, on se servait d'un spectre de longueur d'onde, par exemple un spectre de réseau, dans lequel, comme l'on sait, des distances égales tracées sur le spectre correspondent à des différences égales de longueur d'onde, on obtiendrait probablement le même groupement de Bactéries dans les deux moitiés spectrales. En sorte que l'action assimilatrice se trouverait être la même dans les deux moitiés du spectre, limitées par la radiation de longueur d'onde $\lambda = 580$ millionièmes de millimètre, moyenne des longueurs d'onde $\lambda = 765$ et $\lambda = 395$ des rayons extrêmes.

Dans les Algues bleues (1), le rapport des intensités relatives de l'assimilation dans les deux moitiés rouge et violette du spectre, au lieu d'être représenté par $\frac{1}{1}$ comme pour les Algues vertes et les autres plantes pourvues seulement de chlorophylle, a pour valeur $\frac{1}{0,53}$; dans les Algues brunes, $\frac{1}{1,18}$; dans les Algues rouges enfin, $\frac{1}{2,48}$. Ces différences tiennent aux profondeurs variables auxquelles vivent les diverses sortes d'Algues: les Algues bleues habitent une zone superficielle; au-dessous d'elles viennent successivement les Algues vertes, puis les Algues brunes et enfin les Algues rouges. Or, à mesure qu'on s'enfonce dans la mer, les radiations les moins réfrangibles sont de plus en plus absorbées par l'eau, et par suite leur effet assimilateur devient de plus en plus faible.

La méthode des Bactéries vient confirmer les résultats de Lommel, de Muller et de Timiriazeff; elle met de plus en évidence l'action décomposante de la moitié la plus réfrangible du spectre. Ici en effet l'oxygène, aussitôt formé, se

diffuse dans l'eau ambiante et est immédiatement consommé par les Bactéries, qui dès lors viennent s'accumuler en cette région et déterminer en quelque sorte un appel d'oxygène; tandis que dans l'expérience des éprouvettes, l'oxygène formé dans le bleu et dans le violet est consommé par la plante elle-même, au fur et à mesure qu'il se produit, puisque rien ne vient s'y opposer. On conçoit donc que, si l'on pouvait supprimer le phénomène respiratoire sans nuire à l'action chlorophyllienne, les éprouvettes placées dans la partie la plus réfrangible du macrospectre accuseraient, comme celle du rouge et de l'orangé, un dégagement d'oxygène; car c'est essentiellement la respiration qui masque les effets de la chlorophylle dans cette région.

Engelmann a trouvé les nombres suivants avec le microspectre solaire pour les quantités d'oxygène dégagées:

a	$B\frac{1}{2}C$	$C\frac{1}{2}D$	D	$D\frac{1}{2}E$	$E\frac{1}{2}b$	$E\frac{1}{2}F$	F	$F\frac{1}{2}G$	G
11	100	59	45	24	14	16	20	14	—

Avec la lumière du gaz, on n'observe que le maximum dans le rouge : vers le violet, l'intensité du groupement des Bactéries diminue régulièrement jusqu'à s'annuler au niveau de la raie G.

Remarquons enfin que lorsque la lumière incidente est très intense, les deux maximums s'effacent et les groupements de Bactéries deviennent considérables dans toutes les régions du spectre indistinctement.

Récemment Pringsheim (101) a réalisé de nouvelles recherches sur l'émission d'oxygène dans les diverses régions du microspectre. Il prétend que la coïncidence entre le maximum d'absorption et le maximum du dégagement d'oxygène n'a lieu ni dans la région bleue, ni dans la région rouge, et cela, pas plus à la lumière diffuse qu'au soleil ou à une lumière artificielle. Bien que les mouvements et groupements des Bactéries soient très intenses dans le rouge, il a toujours observé leur intensité maximum entre les raies C et D; de plus, dans la région violette, les groupements sont beaucoup plus faibles que ne le comporte la valeur de l'absorption des radiations dans cette région; ce qui ne devrait pas être, dit l'auteur, si le dégagement d'oxygène

était simplement proportionnel à l'absorption des radiations par la chlorophylle, comme le prétendent les autres auteurs.

Il est probable que la différence entre ces résultats et ceux des expériences précédentes tient aux conditions dans lesquelles le spectre a été formé et aussi à l'intensité de la radiation; car Engelmann lui-même constate qu'une radiation très active provoque une forte accumulation de Bactéries en d'autres points qu'aux deux maximums ordinaires du rouge et du bleu.

3° *Méthode des écrans absorbants.* — La méthode des écrans absorbants, déjà utilisée précédemment (page 59), a été employée surtout par Sachs (6) et Pfeffer (97). Sachs s'est servi, comme écrans, de la solution de bichromate de potasse qui laisse passer seulement les rayons étagés entre le rouge et le jaune, y compris ces deux couleurs spectrales; puis de la solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, qui laisse passer seulement les rayons bleus et violets. Ces liquides absorbants sont placés dans des cloches à double paroi, au milieu desquelles sont disposées les plantes soumises à l'expérience. Sachs a trouvé, comme tous les anciens auteurs, que le maximum du dégagement des bulles d'oxygène, pendant l'unité de temps, a lieu dans le mélange de lumière jaune et rouge, et que ce dégagement y est presque aussi considérable que dans la lumière blanche; le mélange de bleu et de violet exerce une action décomposante qui n'est guère que le cinquième de la précédente.

Pfeffer, en 1871, a repris la question et, au lieu de mettre simplement en évidence la différence d'action des deux moitiés du spectre, a expérimenté sur les différentes radiations et mesuré leur effet assimilateur par la quantité d'acide carbonique décomposée. Les résultats de ce travail sont les mêmes que ceux des recherches de 1872, citées plus haut, à savoir, notamment, que ce sont les rayons jaunes qui exercent l'effet le plus intense.

D'après tout ce qui vient d'être dit sur l'action décomposante des diverses radiations, on peut admettre que ce sont les radiations les plus fortement absorbées par la chlorophylle et douées en même temps de la plus grande énergie actuelle qui exercent la plus forte décomposition de l'acide carbonique; ce maximum correspond aux rayons définis par

la bande d'absorption I. Les rayons correspondant aux bandes II, III et IV ont encore une grande énergie, mais sont plus faiblement absorbés; au contraire, les rayons bleus et violets ne possèdent qu'une énergie relativement faible, mais ils sont fortement absorbés, ce qui explique leur grande action décomposante. Au contraire, le rouge extrême, le vert n'exercent aucun effet, parce qu'ils ne sont pas ou presque pas absorbés par la chlorophylle.

Ainsi l'ensemble des radiations absorbées doit être envisagé comme la source de l'énergie qui servira à opérer la décomposition de l'acide carbonique. D'après le groupement des Bactéries sur un filament de Spirogyre, le dégagement d'oxygène paraît n'avoir lieu qu'au niveau même des corps chlorophylliens.

Pringsheim a émis il y a quelques années et soutient encore une opinion toute différente. D'après lui, c'est le protoplasme incolore qui est le siège de la décomposition de l'acide carbonique, et les grains de chlorophylle, en absorbant les radiations précédemment indiquées, protégent simplement le protoplasme contre une oxydation trop active, qui aurait pour effet de réduire dans une plus ou moins grande mesure la quantité d'oxygène mise en liberté par la cellule. La chlorophylle serait donc, en quelque sorte, le régulateur de la respiration; les radiations qu'elle arrête dans ce but se traduiraient par une destruction de sa substance, compensée à chaque instant par les phénomènes d'assimilation dont la cellule est le siège : on sait en effet que la radiation solaire, lorsqu'elle est concentrée par une lentille, puis dirigée sur un organe vert, provoque une rapide destruction de la chlorophylle.

Ce que l'on ne comprend pas dans cette théorie, c'est la manière dont s'opère la décomposition de l'acide carbonique; quelle est en particulier la source de l'énergie nécessaire à cette décomposition, puisque la radiation solaire absorbée n'est pour rien dans le phénomène; à moins qu'elle ne soit effectuée dans le protoplasme par les radiations que la chlorophylle laisse passer. Elle est malheureusement en contradiction avec ce fait que sur un filament de Spirogyre exposé à la lumière, les Bactéries ne trouvent de l'oxygène qu'au voisinage immédiat des bandes spiralées vertes. De plus, si

la chlorophylle a bien pour fonction, comme le prétend l'auteur, de régler la respiration du protoplasme incolore, comment se fait-il que les radiations rouges extrêmes traversent le pigment vert; car elles exercent, comme les radiations bleues et violettes, une action très intense sur la respiration de la substance vivante.

Influence de l'intensité des radiations actives sur la décomposition de la chlorophylle. — Pour que les radiations absorbées par la chlorophylle produisent un commencement de décomposition de l'acide carbonique, — qu'il s'agisse d'ailleurs de la radiation solaire ou d'une radiation artificielle, — il faut qu'elles aient une certaine intensité minimum, mais qui est toujours supérieure à celle que nécessite la production même de la chlorophylle.

Ainsi, d'après Boussingault, une feuille de Laurier-rose cesse de dégager de l'oxygène, dès que le soleil couchant a disparu au-dessous de l'horizon; ce fait semble montrer qu'il y a un minimum d'intensité lumineuse, nécessaire à la décomposition de l'acide carbonique.

Des plantules étiolées de Haricot, de Fève, de Courge, etc., placées au fond d'une chambre à la lumière diffuse, développent de la chlorophylle, mais sont impuissantes, dans ces conditions, à décomposer l'acide carbonique ou mieux à dégager de l'oxygène; ce phénomène se produit dès que l'éclairement devient plus intense, et le carbone assimilé apparait alors sous la forme de grains d'amidon dans les chloroleucites.

Une lampe de Bourbouze à rayonnement de platine, valant 62 bougies, produit, d'après Dehérain et Maquenne (102), une décomposition d'acide carbonique très sensible, plus faible toutefois si l'on fait agir directement cette radiation très chaude sur la plante que lorsqu'on en absorbe au préalable les rayons calorifiques, en la faisant passer au travers d'une petite cuve à faces parallèles, remplie d'eau. Ces radiations obscures accroissent en effet la respiration de la plante.

Il en est de même pour une lampe Drummond valant 76 bougies; pour une flamme de gaz valant 50 bougies. Dans ce dernier cas, la quantité d'oxygène émise est à celle qu'on observe au soleil comme 1 est à 3.

Une lampe ordinaire à pétrole, agissant sur des feuilles de Bambou, d'Elodée, de Spirogyre, placées dans l'eau chargée d'acide carbonique, suffit aussi, d'après Famintzin (103), pour produire un dégagement d'oxygène. Pour s'en rendre compte d'une manière simple, il suffit de mettre des feuilles de Bambou et un fragment de phosphore dans une éprouvette renversée sur le mercure et remplie d'un mélange d'hydrogène et d'acide carbonique. On voit d'abord apparaître des fumées blanches d'acide phosphorique, dues à l'air attaché aux feuilles; on les laisse se dissiper à l'obscurité. Dès que l'appareil est exposé à la lumière du gaz, les fumées blanches reparaissent, indice du dégagement d'oxygène.

Lorsque l'intensité de la radiation augmente progressivement, la décomposition de l'acide carbonique devient elle-même de plus en plus active et arrive bientôt à son maximum. Si ensuite on accroît encore l'intensité lumineuse, de deux choses l'une, ou bien la décomposition de l'acide carbonique garde une valeur constante, et cela jusqu'au moment où la chlorophylle est détruite dans les cellules, ou bien elle diminue lentement, à mesure que l'intensité lumineuse augmente.

Certaines plantes ne réalisent leur maximum de décomposition que sous l'influence de la lumière solaire directe : toujours le dégagement d'oxygène y est plus considérable qu'à la lumière diffuse. Telles sont les plantes aquatiques, comme l'Elodée, la Zannichellie des marais, ainsi que bon nombre de plantes terrestres, comme le Laurier-rose, le *Calamagrostis* et les plantes de grande culture.

D'après Boussingault (104), les feuilles de Laurier-rose décomposent par heure les quantités d'acide carbonique suivantes : au soleil, 0,057 ou 0,056 ; à l'ombre, 0,046 ou 0,051.

D'autres plantes, au contraire, décomposent mieux l'acide carbonique lorsqu'elles sont préservées de la radiation solaire directe; c'est le cas pour le *Chamedorea elatior*, le Bambou, etc. Pour s'en rendre compte, on introduit de pareilles feuilles dans des tubes renfermant un mélange d'air et d'acide carbonique. Deux de ces tubes sont placés côte à côte au soleil : l'un d'eux reçoit directement la radiation solaire, débarrassée au préalable de ses rayons obscurs par son passage au travers d'une cuve à eau; l'autre est préservé par une enve-

loppe en papier de Papyrus. Or, dans toutes les expériences faites par Famintzin (103), les feuilles abritées ont dégagé une quantité d'oxygène égale, quelquefois supérieure, à celle des feuilles exposées directement au soleil; les feuilles de Bambou dégagent même parfois une quantité d'oxygène deux fois plus grande dans le premier cas que dans le second.

Le maximum de la décomposition correspond donc à une intensité lumineuse très variable suivant les plantes que l'on examine, plus grande d'une manière générale pour les plantes de grande culture (Blé,...) que pour celles qui prospèrent à l'ombre (Mousses....)

Influence de la pression externe de l'acide carbonique sur la décomposition de ce gaz par la chlorophylle. — L'air atmosphérique ne renferme qu'une très faible proportion d'acide carbonique, à peine trois dix-millièmes. On peut dès lors se demander si la pression de l'acide carbonique dans ces conditions est la plus favorable de toutes à l'absorption et à la décomposition de ce gaz par la plante, ou bien si une pression plus grande ou plus faible provoquerait une assimilation du carbone plus active : y a-t-il en un mot un optimum de pression pour l'acide carbonique?

On savait déjà, par les expériences de Saussure, datant de 1804, et celles de Boussingault (104), datant de 1868, que l'acide carbonique pur, à la pression atmosphérique, n'est absorbé qu'en fort petite quantité et qu'ainsi le dégagement d'oxygène par la plante est presque nul. A mesure que la pression du gaz diminue, qu'il soit pur ou mélangé à l'oxygène, ou encore mélangé à un gaz inerte, tel que l'azote, l'hydrogène, l'absorption devient de plus en plus sensible.

Godlewski (105) a repris la question et a trouvé un optimum de pression, variable pour le petit nombre de plantes qu'il a soumises à l'expérience, mais compris entre 5 et 10 p. 0/0 d'acide carbonique pur.

Ainsi, pour le *Typha latifolia*, l'optimum de la décomposition de l'acide carbonique se trouve réalisé dans une atmosphère renfermant de 5 à 7 p. 0/0 d'acide carbonique; pour le *Glyceria spectabilis*, avec 8 à 10 p. 0/0; pour le *Nerium oleander*, avec 5 p. 0/0 seulement; pour le plus grand nombre de plantes, avec 10 p. 0/0 environ.

Lorsque les plantes vertes sont soumises à l'expérience dans l'eau chargée d'acide carbonique et contenant en outre en dissolution des bicarbonates alcalins ou terreux, c'est d'abord le gaz dissous qui est absorbé, puis décomposé. Lorsque la pression de l'acide carbonique dissous arrive ainsi à être inférieure à la tension de dissociation des bicarbonates, ceux-ci se décomposent et fournissent à la plante une nouvelle quantité d'acide carbonique, tandis que se constituent des carbonates neutres. S'il y avait primitivement du bicarbonate de calcium dans l'eau, il se précipite peu à peu du carbonate neutre.

Influence de la température et de la nature de la plante sur la décomposition de l'acide carbonique. — La décomposition de l'acide carbonique et par suite l'assimilation du carbone ne commencent qu'à une certaine température minimum, au-dessous de laquelle le phénomène cesse de se produire, mais qui est variable suivant les plantes. Ce minimum est très faible pour le Mélèze (0°5 à 2°5), pour les herbes des prairies, pour les Mousses (1°5 à 3°5); il est de 6° pour la Vallisnérie; de 10° environ pour le *Potamogeton*.

A partir du minimum, si la température augmente, la décomposition de l'acide carbonique devient elle-même plus active, au moins jusqu'à 30°; mais on n'a pas déterminé jusqu'ici l'optimum.

Dans certains cas cependant l'intensité de la décomposition reste stationnaire entre deux températures assez éloignées l'une de l'autre; ainsi, d'après Prianischnikoff, des fragments de feuilles de *Typha latifolia*, placés au soleil dans des tubes contenant un mélange d'air et d'acide carbonique, ont dégagé exactement la même quantité d'oxygène entre 10° et 30°; cela porterait à croire que la respiration a été accrue, entre ces deux températures, dans la même mesure que la décomposition de l'acide carbonique.

D'après Bonnier et Mangin, une branche feuillée d'Orme, soumise à un éclairage constant, dégage : à 7°, 0,71 d'oxygène; à 10°, 0,93; à 28°, 2,36; à 30°, 3,45. Ici l'accroissement de température accélère beaucoup plus le phénomène de la décomposition de l'acide carbonique que celui de la respiration.

La décomposition de l'acide carbonique dépend aussi de la nature de la plante considérée. Pour mettre en évidence l'action propre aux diverses plantes, il faut toujours exposer ces dernières à une radiation constante, réglée à l'optimum d'intensité, et de plus les soumettre à l'optimum de température. Des recherches faites dans ce sens n'ont pas encore été instituées; on ne possède sur la question que des renseignements peu nombreux, fournis en particulier par de Saussure, et relatifs à des conditions à peu près moyennes d'intensité et d'éclairement. C'est ainsi par exemple que les plantes grasses décomposent beaucoup moins d'acide carbonique que les plantes herbacées, dans les mêmes conditions.

Mécanisme de la décomposition de l'acide carbonique. — Dès que la radiation agit sur la chlorophylle, — les conditions d'intensité et de température étant satisfaites, — ceux des rayons qu'absorbe le pigment vert provoquent la décomposition de l'acide carbonique. Celle-ci n'est donc pas, comme la production même de la chlorophylle, un phénomène d'induction, représentant un effet ultérieur de l'action radiante; toujours l'absorption des radiations est suivie de la dissociation immédiate de l'acide carbonique, l'énergie lumineuse se transformant ainsi en énergie chimique. C'est dire que dès que la radiation est supprimée, la décomposition de l'acide carbonique cesse (106).

Il est toutefois des cas où cette décomposition, manifestée par le dégagement d'oxygène, paraît se poursuivre même en l'absence de radiations lumineuses. Le fait se présente notamment pour les plantes aquatiques submergées, dont le parenchyme est, comme l'on sait, creusé de grandes lacunes où l'oxygène s'accumule et aquiert une assez forte pression avant de se dégager. De pareilles plantes émettent encore des bulles d'oxygène deux ou trois heures après la suppression complète de toute lumière. C'est alors, comme l'a montré Van Tieghem (107), seulement l'oxygène antérieurement formé par la plante qui est définitivement mis en liberté, et non l'oxygène qui résulte d'une décomposition de l'acide carbonique à l'obscurité, celle-ci n'ayant en réalité jamais lieu.

La chlorophylle, qui, d'après nos connaissances actuelles,

est simplement l'intermédiaire entre la radiation et l'acide carbonique qu'elle décompose, se comporte en quelque sorte comme un sensibilisateur, c'est-à-dire comme une substance capable d'absorber certaines radiations et de communiquer l'énergie moléculaire ainsi acquise aux molécules d'une autre substance, dont la décomposition est de la sorte provoquée. Mais, d'après Abney, une substance n'est apte à constituer un sensibilisateur qu'à la condition de se décomposer elle-même par l'effet des radiations qu'elle absorbe ; les sensibilisateurs, en d'autres termes, ne décomposent une autre substance qu'en se décomposant eux-mêmes. Or, on sait depuis longtemps que les dissolutions de chlorophylle s'altèrent très rapidement à la lumière du soleil (par suite de la formation de chlorophyllane), et les corps chlorophylliens des cellules vivantes ne conservent leur teinte normale que parce que le pigment vert, à chaque instant décomposé par la radiation lumineuse, est régénéré dans la même mesure par les phénomènes d'assimilation dont ils sont le siège. D'après Timiriazeff, la lumière rouge décompose la chlorophylle avec une grande intensité, de même qu'elle dissocie une grande quantité d'acide carbonique. La lumière agit donc sur la chlorophylle comme elle agit sur le pourpre rétinien : l'un et l'autre pigment sont à chaque instant le siège d'une décomposition et d'une reconstitution simultanées, grâce à l'activité propre du protoplasme qui les contient.

Le protoplasme incolore, substance vivante fondamentale de la cellule, intervient-il dans la décomposition de l'acide carbonique, ou bien ce phénomène est-il localisé dans les corps chlorophylliens ?

Le groupement des Bactéries le long des spires vertes des Spirogyres et la formation de granules amylacés dans les corps chlorophylliens exposés à la lumière, en présence de l'acide carbonique, sont deux faits qui doivent nous faire admettre la seconde manière de voir.

D'après Regnard, la chlorophylle aurait le pouvoir de décomposer en petite quantité l'acide carbonique, indépendamment de la plante à laquelle elle appartient, par exemple en simple dissolution (118).

L'expérience suivante, due à Becquerel, vient à l'appui de la fonction sensibilisatrice de la chlorophylle. Si l'on projette

un spectre solaire sur une plaque photographique, le rouge ne produit aucune impression sur la couche sensible, parce que cette sorte de radiation n'est pas absorbée directement par l'iodure d'argent qui la constitue. Mais il suffit d'ajouter au collodion quelques gouttes d'une teinture de chlorophylle pour voir immédiatement apparaître dans le rouge une bande noire: la chlorophylle a manifestement joué le rôle de sensibilisateur.

L'énergie solaire absorbée par la chlorophylle n'est pas tout entière employée à décomposer l'acide carbonique; d'après Timiriazeff, le cinquième ou le tiers est seul utilisé dans ce but. Le reste sert à échauffer les liquides cellulaires et à provoquer la chlorovaporisation. Pfeffer et Pringsheim considèrent comme très petite la quantité d'énergie que consomme le phénomène de la décomposition de l'acide carbonique. Detlefsen (108) l'estime à environ un centième de l'énergie solaire totale, par la considération des quantités d'amidon qui résultent de l'assimilation du carbone, et de la chaleur de combustion de ce composé ternaire.

Ce même auteur est arrivé à un résultat analogue par des déterminations faites au moyen d'une pile thermoélectrique: celle-ci reçoit la lumière transmise par une feuille qui est placée, tantôt dans l'air chargé d'acide carbonique, tantôt dans l'air privé de ce même gaz : dans le premier cas, l'échauffement est moindre que dans le second.

Il résulte de là que la quantité d'énergie solaire absorbée par une feuille qui assimile est plus considérable que celle qu'absorbe la même feuille dans une atmosphère privée d'acide carbonique.

Lorsqu'on dispose deux feuilles semblables à une certaine distance l'une de l'autre, perpendiculairement à la radiation solaire, de manière que l'une d'entre elles ombrage l'autre, la partie de cette radiation qui traverse la première feuille n'exerce plus, d'après Nagamatz (109), aucune action assimilatrice sensible sur l'autre, à en juger simplement par la formation de l'amidon dans les grains de chlorophylle : la feuille ombragée ne présente en effet aucune trace de granules amylacés, tandis que l'autre en forme abondamment. Il eût été intéressant de savoir si cette feuille ombragée dégage ou non de l'oxygène.

IV. — Conséquence de la décomposition de l'acide carbonique : assimilation du carbone.

Lorsque la décomposition de l'acide carbonique est opérée, la partie de l'oxygène que la cellule ne consomme pas pour alimenter sa respiration se dégage dans l'atmosphère et est utilisée par les êtres vivants dépourvus de chlorophylle, tandis que le carbone est immédiatement engagé dans des combinaisons, encore inconnues, et se retrouve bientôt sous la forme de principes immédiats ternaires, peut-être même quaternaires. Le carbone de l'acide carbonique est alors assimilé par la cellule. Il est la source de la totalité du carbone que contiennent les plantes vertes et par suite aussi tous les êtres vivants.

Formation d'amidon transitoire dans les corps chlorophylliens. — On se rappelle que le mode de groupement des Bactéries le long des bandes vertes spiralées des Spirogyres exposées à la lumière nous a permis de conclure que le dégagement d'oxygène est localisé dans les corps chlorophylliens et non dans le protoplasme incolore ambiant. L'assimilation du carbone est-elle de même localisée dans les grains verts ? On le présume en se basant sur ce fait que des granules amylacés apparaissent dans les grains de chlorophylle, chaque fois que la plante est placée dans les conditions propres à la décomposition de l'acide carbonique et à l'assimilation de son carbone.

Sachs le premier a montré, en 1862, que les grains de chlorophylle, actuellement privés d'amidon, peuvent donner naissance à cet hydrate de carbone par leur activité propre, en présence de l'air et de la radiation solaire.

C'est ainsi que de jeunes plantules, développées à l'obscurité et amenées au point de n'avoir plus trace d'amidon dans leur tige et dans leurs feuilles, verdissent lorsqu'elles sont exposées à la lumière, épanouissent lentement leurs feuilles et présentent bientôt de nombreux granules amylacés dans leurs grains de chlorophylle.

Parfois, comme dans la Sélaginelle, les grains d'amidon se déposent surtout dans la zone périphérique des grains de chlorophylle, qui est précisément la plus exposée à l'action

de la radiation; souvent aussi ils se déposent dans toute leur masse.

L'amidon formé dans les corps chlorophylliens pendant le jour disparaît plus ou moins complètement durant la nuit, soit pour être consommé immédiatement par la plante, soit pour être mis en réserve en une région spéciale de son corps : il est donc essentiellement transitoire. Dans l'un et l'autre cas, l'amidon est transformé d'abord en glucose, sa forme assimilable; lorsqu'il doit être mis en réserve, par exemple dans le tubercule de la pomme de terre ou dans la racine de betterave, il subit, dès son arrivée dans le tissu de réserve, des métamorphoses qui l'amènent de nouveau à l'état d'amidon, ou à l'état de saccharose, etc.

En soumettant, avec Sachs, la plante alternativement à l'action de la lumière et de l'obscurité, pendant un temps déterminé variable suivant la nature de la plante, on peut faire apparaître et disparaître l'amidon des grains de chlorophylle autant de fois que l'on veut. Si l'on ajoute à cela cet autre fait, mis en lumière par Godlewski, que dans une atmosphère privée d'acide carbonique une plante verte ne forme pas d'amidon, bien qu'elle soit soumise à l'action de la radiation solaire, les grains d'amidon des corps chlorophylliens nous apparaîtront nettement comme une conséquence, plus ou moins indirecte, de l'assimilation du carbone. Il suffit en effet d'élever progressivement la proportion d'acide carbonique dans l'atmosphère qui entoure la plante, jusqu'à 8 0/0, c'est-à-dire à l'optimum de pression, pour voir augmenter peu à peu la quantité d'amidon transitoire élaborée par les grains de chlorophylle. Avec 8 0/0 d'acide carbonique il se forme ainsi à la lumière du soleil environ quatre ou cinq fois plus d'amidon que dans les conditions normales. On remarque en outre que lorsque la proportion d'acide carbonique est élevée au dessus de la valeur qu'elle présente dans l'air atmosphérique, la production d'amidon est aussi plus précoce, et d'autant plus qu'on s'approche davantage de l'optimum de pression. Il est même certaines plantes, telles que l'Ail, l'Asphodèle, l'Orchis, la Laitue, etc., qui ne forment jamais d'amidon dans leurs grains de chlorophylle, lorsqu'on les observe dans le cours de leur végétation normale; mais il suffit d'accroître l'intensité de l'assimilation du carbone, en

élevant la pression externe de l'acide carbonique, pour provoquer le dépôt de granules amylacés au sein de leurs chloroleucites.

Lorsqu'on expose à la lumière du soleil des filaments de Spirogyre, préalablement privés de leurs couronnes de granules amylacés par le séjour à l'obscurité, il suffit de cinq minutes d'insolation pour les faire reparaître. Le même résultat est obtenu, d'après Famintzin, en présence d'une lampe ordinaire à pétrole, au bout d'une demi-heure.

L'assimilation du carbone n'a lieu que dans les parties vertes qui absorbent directement l'acide carbonique du milieu extérieur; en d'autres termes, l'acide carbonique absorbé par une certaine partie de la plante ne peut être transmis aux parties voisines. Si, par exemple, on expose, comme l'a fait Moll (110), l'une des moitiés d'une feuille à une atmosphère pourvue d'acide carbonique, l'autre à une atmosphère privée de ce gaz, la première seule assimile le carbone, comme le montrent les grains d'amidon transitoire qu'elle seule élabore.

— De tout ce qui précède, il résulte que l'amidon transitoire, formé dans les grains de chlorophylle postérieurement à leur constitution définitive, représente un produit de l'assimilation du carbone. Mais ce principe ternaire ne doit pas être envisagé comme le premier produit de cette assimilation : simplement comme le premier produit visible de ce phénomène synthétique.

D'après Böhm (111), l'amidon que forment les grains de chlorophylle n'est pas toujours la conséquence plus ou moins immédiate de l'assimilation qui s'exerce en eux au moment considéré : il pourrait provenir aussi de la transformation de substances de réserve préexistantes. En effet, en obscurcissant partiellement des feuilles de Haricot, l'amidon que contiennent les parties obscurcies ne tarde pas à disparaître; mais, au bout de trois semaines, de nouveaux grains amylacés s'y développent, parfois aussi abondants que dans les parties directement exposées à la radiation.

Les auteurs ne sont pas d'accord sur la nature des actions chimiques dans lesquelles se trouve impliqué le carbone, immédiatement après la décomposition de l'acide carbonique : à cet égard, la science n'est faite que d'hypothèses.

On admet généralement avec Sachs que le carbone, une fois séparé de l'oxygène, s'unit à un certain nombre de molécules d'eau, de manière à former avec elles un hydrate de carbone, le glucose ($C^6H^{12}O^6$), qui serait ainsi le premier produit de l'assimilation du carbone : il existe en effet en abondance dans toutes les feuilles. Par deshydratation ce glucose donnerait naissance aux grains d'amidon $(C^6H^{10}O^5)^n$ des corps chlorophylliens. Comme le glucose paraît répandu dans la masse entière du protoplasme, on se demande pourquoi le produit de sa déshydratation est localisé uniquement dans les grains de chlorophylle et ne se trouve pas aussi dans le protoplasme incolore ambiant.

D'après Kékulé et Baeyer, l'acide carbonique est simplement réduit en oxyde de carbone (CO), qui, par fixation de deux atomes d'hydrogène, donne de l'aldéhyde formique (COH^2); ce dernier, par condensation, constitue ensuite un hydrate de carbone, du glucose par exemple. Les deux atomes d'hydrogène dont il vient d'être question proviendraient de la décomposition d'une certaine quantité d'eau, décomposition qui se réglerait en quelque sorte sur celle de l'acide carbonique ; l'atome d'oxygène de chaque molécule d'eau décomposée serait mis en liberté et, s'ajoutant à l'atome unique d'oxygène fourni par chaque molécule d'acide carbonique, constituerait la quantité totale d'oxygène O^2, dégagée en définitive par la plante, et dont le volume est, comme l'on sait, à peu près égal à celui de l'acide carbonique CO^2 décomposé. Cette décomposition d'eau, subordonnée ainsi à celle de l'acide carbonique et ne se produisant qu'avec cette dernière, est non seulement hypothétique, mais peu satisfaisante pour l'esprit.

On se rappelle que, d'après Pringsheim, c'est l'hypochlorine qui représente le premier produit de l'assimilation du carbone, bien que les Conifères en produisent même à l'obscurité. Nous avons dit précédemment que les gouttelettes vertes qui exsudent des corps chlorophylliens, lorsqu'on les traite par l'acide chlorhydrique, et qui se précipitent ensuite sous la forme d'aiguilles cristallines ne constituent pas autre chose que le pigment vert modifié par oxydation ; elles représentent en un mot la chlorophyllane de Hoppe-Seyler.

Ainsi, les auteurs admettent presque tous aujourd'hui que le glucose représente le premier produit d'assimilation du

carbone, quel que soit d'ailleurs le mécanisme supposé pour sa formation.

Origine albuminoïde de l'amidon transitoire. — On peut cependant émettre une autre opinion, à laquelle il est vrai peu de botanistes ont accordé leur attention, mais qui n'est pas la moins rationnelle parmi celles qui ont été jusqu'ici émises. Il est difficile en effet de ne pas être frappé de ce fait que les granules amylacés, contenus dans les grains de chlorophylle, grandissent en se substituant peu à peu à la substance même du grain vert, si bien que lorsque la formation d'amidon cesse de se produire, ils occupent la place des corps chlorophylliens dans lesquels ils ont apparu; ceux-ci se trouvent alors réduits à un substratum très peu apparent ou même sont complètement anéantis. Cette substitution est particulièrement nette dans le péricarpe du Pois et du Haricot (fig. 10), et dans beaucoup d'autres cas. Comment dès lors ne pas admettre que l'amidon inclus dans les corps chlorophylliens résulte simplement du dédoublement des principes albuminoïdes de ces derniers (substratum et pigment vert)? Sachs lui-même fait intervenir ce mode de formation.

Cela conduit à cette hypothèse, émise par de Lanessan (112), et que mes observations m'obligent aussi à admettre, que le premier produit de l'assimilation du carbone, loin d'être du glucose, consiste en principes albuminoïdes qui se déposent, en partie au moins, dans les grains de chlorophylle pour en accroître la masse. C'est en définitive à la formation de pareils principes que tend l'assimilation dans les organes verts, et il n'est pas irrationnel d'admettre qu'ils se constituent le plus vite possible aux dépens du carbone, pris à l'atmosphère, et des sels azotés, venus de la terre par les racines.

Si la chlorophylle est bien comparable à un sensibilisateur, absorbant certaines radiations et se décomposant sous leur influence, en même temps qu'elle provoque la décomposition de l'acide carbonique, quoi de plus simple à concevoir que la formation d'hydrates de carbone aux dépens du grain de chlorophylle.

Mais aussi, inversement, les grains d'amidon pourront

reconstituer le grain de chlorophylle, en présence de radiations et de principes azotés, opinion à laquelle m'ont conduit mes recherches sur la question et que je suis avec regret le seul à soutenir.

Quelques expériences tendent à montrer qu'il peut se constituer directement des principes albuminoïdes dans les grains de chlorophylle par l'assimilation de substances azotées, absorbées par les racines. Ainsi, Chrapowitzki (113) fait germer des plantes diverses, telles que le Haricot, le Chanvre, le Pin, dans un liquide dépourvu de sels azotés et les y abandonne jusqu'à ce qu'elles aient complètement épuisé leurs réserves nutritives, notamment les principes albuminoïdes; ce résultat est obtenu au bout d'environ deux mois. Si à ce moment on introduit ces plantes dans une solution de nitrate de potasse convenablement étendue, déjà au bout de trois à six jours, les grains de chlorophylle, et eux seuls, ont accumulé une notable quantité de principes albuminoïdes, ainsi qu'on peut s'en convaincre par la coloration rose intense qu'ils acquièrent lorsqu'on les traite par le sucre et l'acide sulfurique. Des plantes témoins, maintenues dans une solution privée d'azote, n'ont donné, par le même réactif, pour ainsi dire aucune coloration.

— En résumé, l'amidon transitoire que forment les corps chlorophylliens à la lumière paraît plutôt résulter du dédoublement des principes albuminoïdes qui les constituent, sous l'influence de la radiation absorbée, que d'une condensation du glucose. On comprend ainsi pourquoi les granules amylacés se forment aux lieu et place des grains de chlorophylle; comment ils peuvent se substituer pour ainsi dire intégralement à ces derniers; comment enfin, par un phénomène inverse, un grain de chlorophylle peut provenir d'un grain d'amidon, avec le concours des principes azotés dissous de la cellule.

Quant au premier produit de l'assimilation du carbone, il serait, non un corps ternaire comme le glucose, mais un principe albuminoïde, la plante réalisant ainsi d'un seul coup la combinaison du carbone que lui fournit l'atmosphère à l'azote qui lui vient de la terre.

Le phénomène de l'assimilation du carbone, qui a lieu uniquement dans les plantes vertes soumises à l'action de la

lumière, est la source du carbone contenu dans les nombreux principes immédiats qui font partie, non seulement de leur propre corps, mais encore de celui des plantes sans chlorophylle et de tout le règne animal. Il a pour effet immédiat d'accroître la masse du carbone contenue dans le corps des plantes vertes, contrairement à la respiration qui en distrait à chaque instant une certaine part pour la rendre au milieu extérieur sous forme d'acide carbonique. Suivant la valeur relative de ces deux phénomènes, l'assimilation d'une part, la respiration de l'autre, le poids total de carbone contenu dans la plante verte augmente, reste stationnaire ou diminue. Le premier cas est seul réalisé en plein jour, surtout au soleil; le second se présente vers le soir, lorsque le jour s'assombrit; le troisième enfin durant la nuit, le phénomène de la respiration s'exerçant seul en l'absence de radiations lumineuses. Au bout d'un jour entier, l'avantage appartient manifestement à l'assimilation du carbone et c'est grâce à ce gain quotidien que la jeune plantule, issue de la germination d'une graine, peut acquérir la taille considérable qu'offrent un très grand nombre de végétaux.

Si maintenant l'on se rappelle la dépendance réciproque et nécessaire dans laquelle vivent les deux catégories d'êtres vivants, d'une part ceux qui sont pourvus de chlorophylle, de l'autre ceux qui en sont privés, — dépendance qui constitue une magnifique harmonie dans la nature vivante; — si, d'autre part, remontant à la source première, on songe au prélude et au mécanisme de la décomposition de l'acide carbonique, puis à l'assimilation du carbone et de l'azote qui en est la conséquence, il apparaîtra clairement que la radiation solaire est bien la source de l'énergie qui est disséminée sous la forme de vie à la surface de notre planète.

TABLE DES OUVRAGES CITÉS DANS LE TEXTE.

1. Engelmann, Farbe und Assimilation (Bot. Zeit. 1883).
2. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn, 1882.
3. Meyer A., Das Chlorophyllkorn, Leipzig, 1883.
4. Millardet, Sur la nature du pigment des Fucoïdées (Comptes rendus, 1869).
5. Mohl H., Recherches anatomiques sur la chlorophylle (Ann. des sc. nat., 1837) et Bot. Zeit. 1855.
6. Sachs, dans Flora, 1862, 1863, 1864.
7. Böhm, dans Sitzungsb. der kais. Ak. Wien, 1856.
8. Nägeli und Cramer, Planzenphysiol. Untersuchungen, 1858.
9. Godlewski E., Flora, 1877.
10. Belzung E. Rech. morph. et phys. sur l'amidon et les grains de chlorophylle. (Ann. des sc. nat. 1887).
11. Schmitz, Beiträge sur Kenntniss der Chromatophoren (Pringsh. Jahrbücher für wissensch. Botanik, 1884).
12. Frommann, Beobachtungen über Structur und Bewegungs-ercheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen, 1880.
13. Pringsheim, Unters. über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Leipzig, 1882.
14. Tschirch, Unters. über das Chlorophyll. Berlin, 1884.
15. Schimper A. F. W., Unters. über die Chlorophyllkörper (Jahrb. für wissensch. Botanik, 1885).
16. Schwarz, dans Beiträge zur Biologie der Pflanzen, de Cohn, 1887.
17. Trécul, Des formations vésiculaires dans les cellules végétales (Ann. des sc. nat. 1858) et Comptes rendus, 1865.
18. Gautier, Bull. de la soc. chim., 1877, et Comptes rendus, 1879.
19. Sachs, Flora, 1863.
20. Salm-Horstmar, Versuche und Resultate über die Ernährung der Pflanzen, 1856.
21. Rogalski, Comptes rendus, 1880.

22. Hoppe-Seyler, Zeitschrift fur physiolog. Chemie, Bd. III, et Berichte der deustch. bot. Gesellschaft, 1879.
23. Muller, Pringsheim Jahrb. VII.
24. Kraus, Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart, 1872.
25. Frémy, dans Comptes rendus, 1865.
26. Hansen, dans Arb. der deutsch. bot. Instituts. Würzbourg, 1884.
27. Schunck, Chem. News, 1884.
28. Sachsse, Phytochemische Untersuchungen. Leipzig, 1880.
29. Chautard, Modifications du spectre de la chlorophylle sous l'infl. des alcalis; etc.; Comptes rendus, 1873.
30. Jodin, Comptes rendus, 1864.
31. Gerland, Poggendorff's Annalen, 1871.
32. Borodin, Botanische Zeitung, 1882.
33. Filhol, Annales de Chimie et de Physique, 1878.
34. Hagenbach, Poggendorff's Annalen, 1870.
35. Frémy, Comptes rendus, 1860 et 1865.
36. Pfaundler, Ann. der Chemie und Pharmacie, 115.
37. Morot, Annales des Sc. nat., Série III.
38. Berzelius, Jahrbücher fur Chemie, 1839.
39. Harting, Poggendorff's Annalen, 1855.
40. Mulder, Jahresb. fur Chemie, 24 Bd.
41. Briosi, Bot. Zeitung, 1873.
42. Zacharias, Bot. Zeitung, 1883.
43. Courchet, Ann. des sc. nat. 1888.
44. Sachs, Flora, 1863.
45. Hugo de Vries, Berichte der deutsche bot. Gesellsch., 1889.
46. Mulder, Versuch einer allgemein physiol. Chemie, 1844.
47. Gris A., Ann. des sc. nat. 1857.
48. Haberlandt, Bot. Zeitung, 1877.
49. Mikosch, Sitzungsberichte... Wien, 1878.
49 *bis*. Stöhr, Sitzungsb... Wien, 1879.
50. Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner. Bonn. 1880.
51. Tangl, Sitzungsberichte... Wien, 1877.
52. Schimper, A. F. W. Bot. Zeitung, 1880.
53. Godfrin, Ann. des sc. nat. 6ᵉ S., t. 9.
54. Wiesner, Oesterreich. botan. Zeitschrift, 1877.
54 *bis*. Sanio, Bot. Zeit. 1864.
55. Nägeli, Zeitsch. fur wissensch. Bot. 1846.
55 *bis*. Kny, Bot. Zeit. 1872.
56. Mikosch, Oesterr. botan. Zeitschrift, 1877.
57. Famintzin, Ann. des sc. nat., 5ᵉ Série, VII.

58. Borodin, Bulletin de l'Acad. impér. des sc. de St-Pétersbourg, 1868.
59. Prillieux, Comptes rendus, 1874.
60. Frank, Pringsheim's Jahrb., 1872.
61. Stahl, Bot. Zeit. 1880.
62. Schmidt, Ueber einige Wirkungen, etc. Breslau, 1870.
63. Flahault, Bullet. de la Soc. bot. de France, 1879 et Ann. des sc. nat., 1880.
64. Daubeny, Philosophical Transactions, 1836.
65. Gardner, Philosoph. Magazine, 1844.
66. Draper, Bibliothèque universelle de Genève, 1844.
67. Guillemin, Ann. des sc. nat., 1857.
68. Sachs, Bot. Zeit. 1864.
69. Wiesner, Die Enstehung des Chorophylls in der Pflanze. Wien, 1877.
70. Mikosch und Stöhr, Sitzungsberichte.... Wien, 1880.
71. Böhm, Landwirthschaftliche Versuchsstationen, 1877.
72. Brewster, On the colours of natural bodies. Edimbourg, 1834.
73. Pringsheim, Unters. über das Chlorophyll. Monatsberichte... Berlin, 1874.
74. Reinke, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft. 1883.
75. Kundt, Poggendorff's Annalen, 1874.
76. Vogel, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, 1878.
77. Timiriazeff, Berichte der d. bot. Gesellschaft, 5.
78. Timiriazeff, Ann. des sc. natur. 1885.
79. Pringsheim, Jahrb. fur wiss. Bot. 1886.
80. Wiesner, Ann. des sc. nat. 1877 et Sitzungsb.... Wien, 1876.
81. Haberlandt, Wissensch. pract. Untersuch. 1877.
82. Van Tieghem, Bull. de la Soc. bot. de France, 1886.
83. Van Tieghem, Traité de Botanique, 2e édition, 1889.
84. Malpighi, Phytotomie, 1674
85. Hales, Staticals Essays. 1727.
86. Bonnet, Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes, 1754.
87. Priestley, On airs, 1779.
88. Ingenhousz, Essay upon vegetables, 1770. Ueber Ernährung der Pflanzen, etc..., 1796.
89. Senebier, Recherches sur l'infl. de la lum. solaire pour métamorphoser l'air fixe en air pur par la végétation. 1783. Physiologie végétale, 1800, Genève.
90. De Saussure, Recherches chimiques sur la végétation, 1804.
91. Boussingault, Agronomie, III, 1864.
92. Bonnier et Mangin, Ann. des sc. nat., 1886.
93. Garreau, Ann. des sc. nat., 1850.
94. Claude Bernard, Leçons sur les phén. de la vie, 1878.

95. Timiriazeff, Ann. des sc. nat., 1885.
96. Reinke, Bot. Zeit. 1883 et 1884.
97. Pfeffer, Arb. der deutsch. bot. Gesellsch. Würzburg, 1871, et Bot. Zeit. 1872.
98. Lommel, Poggendorff's Annalen, 1871.
99. Muller, Botan. Untersuchungen.
100. Engelmann, Bot. Zeit. 1881, 1882, 1883.
101. Pringsheim, Jahrbücher f. wiss. Bot. 1886.
102. Dehérain et Maquenne, Ann. des sc. nat., 1878.
103. Famintzin, Ann. des sc. nat., 1879.
104. Boussingault, Agronomie, t. IV.
105. Godlewski, Arb. der d. bot. Instituts. Würzburg, 1873.
106. Boussingault, Comptes rendus, 1869.
107. Van Tiehgem, Comptes rendus, 1869.
108. Detlefsen, Arb. der deutsch. bot. Inst. Würzburg, 1888.
109. Nagamatz, Arb. der d. bot. Inst. Würzburg, 1887.
110. Moll, Arb. der d. bot. Inst. Würzburg, 1878.
111. Böhm, Landw. Versuchsstat., t. 23.
112. De Lanessan, Hist. nat. médicale. Paris, 1882.
113. Chrapowitzki, Bull. de l'Acad. des sc. de Saint-Pétersbourg, 1887.
114. Jumelle, Revue générale de Botanique. Paris, 1889, t. I.
115. Bonnier, Ann. des sc. nat., 1880.
116. Hansen, Arb. des d. bot. Inst. Würzburg, 2.
117. Regnard, Comptes rendus de la Soc. de Biologie, 1883.
118. Regnard, Comptes rendus de la Soc. de Biologie, 1885.
119. Chatin J., De la feuille. Paris, 1874.

TABLE DES MATIÈRES.

PREMIÈRE PARTIE.

Morphologie de l'appareil chlorophyllien.

DEUXIÈME PARTIE.

Physiologie de la chlorophylle.



Paris. — Imp. F. Pichon, 282, rue Saint-Jacques, et 24, rue Soufflot.

PARIS. — IMPRIMERIE F. PICHON, 282, RUE SAINT-JACQUES, & 24, RUE SOUFFLOT.